P2 3835

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 3
Septembre 1998

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

1 4 DEC. 1998

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

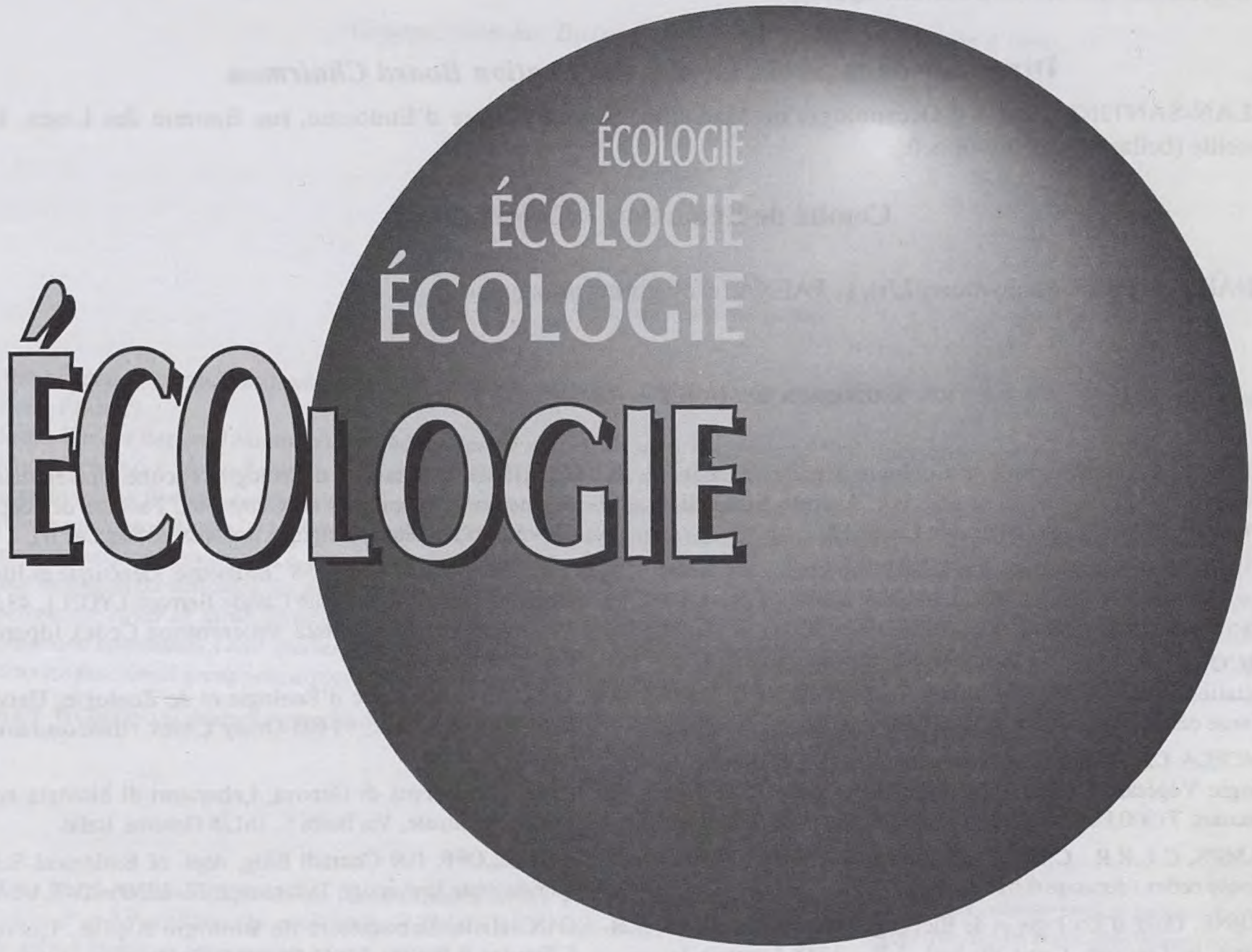
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 0395-7217

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 3
Septembre 1998



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

BIBL. DU MUSÉUM PARIS
Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00050389 5
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

http // home.worldnet.fr/ecologie/

COMITÉ ÉDITORIAL – *EDITORIAL BOARD*

Éditeur – *Editor*

P. SILAN, UMR-CNRS, Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète (silan@univ.montp2.fr).

Directeur de la publication – *Publication Board Chairman*

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille (bellan@com.univ-mrs.fr).

Comité de Rédaction – *Editorial staff*

R. BARNABÉ (rbarnabe@univ-montp2.fr), L. PALKA (ecologie@worldnet.fr).

Éditeurs associés – *Associate Editors*

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

B. BERTHET, Service d'cotoxicologie, CNRS/Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, B.P. 53508, 44035 Nantes Cedex 01 (amiard@sante.univ-nantes.fr)

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex (francois.blasco@cict.fr).

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Université Paris 7, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau (jorge.cancela@wanadoo.fr).

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex (decamps@o200.cemes.fr).

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique (m.dufrene@mrw.wallonie.be).

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

M. LANGLAIS, Laboratoire de Mathematiques Appliquees de Bordeaux, B.P. 26, U.F.R. M.I.2S. Université Victor Segalen Bordeaux 2, 33076 Bordeaux Cedex France (michel.langlais@u-bordeaux2.fr).

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique (malaisse@fsagx.ac.fr).

D. PONTIER, UMR CNRS 5558 "Biométrie, Génétique et Biologie des Populations", Université Claude Bernard LYON 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex (dpontier@biomserv.univ-lyon1.fr)

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex (francois.ramade@ibaic.u-psud.fr).

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand (paul.trehen@univ-rennes1.fr).

M. TREMOLIERES, CEREG ULP / CNRS ERS 1747, Laboratoire de Botanique et Ecologie végétale, Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex (tremolieres@geographie.u-strasbg.fr).

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (3) 1998 : 443-457

ORGANISATION AGRO-ÉCOLOGIQUE DES PELOUSES ET LANDES CALCICOLES DU PARC NATUREL RÉGIONAL DU VERCORS (RHÔNE-ALPES, FRANCE)*

Luc BARBARO & Philippe COZIC

Cemagref Grenoble, Division AMM, BP 76, 38402 Saint Martin d'Hères
(luc.barbaro@cemagref.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

AGRO-ECOLOGICAL ORGANIZATION OF CALCAREOUS GRASSLANDS AND SHRUBLANDS IN THE FRENCH SOUTHERN PREALPS (VERCORS REGIONAL NATURAL PARK, FRANCE).

In the Vercors Regional Natural Park (Rhône-Alpes, France), we study the respective influence of abiotic (i.e. soil and moisture conditions) and biotic factors (i.e. shrub dynamics and agricultural practices) on the agro-ecological organization of the vegetation, according to a synchronic sample of the floristic composition of calcareous grasslands and shrublands. We use the hierarchical properties of multivariate analysis (Correspondence Analysis) to determine the main factors of organization of these communities. These main factors are trophic level (i.e. stress) and successional dynamics (i.e. disturbance). We search for correlations between sample ordinations obtained by CA and values of environment and management variables, for predictive modelling of species turnover along gradients. Above-ground phytomass of grasslands for axis 1, and percentage cover of shrub layer for axis 2 are the best correlated variables with floristic ordinations. Agro-ecological classification of both grassland communities and species have been performed with cluster analysis. Finally, we use life forms and life strategies of species to characterize functional groups occurring at every stage of trophic and successional gradients.

KEY WORDS : Calcareous grasslands - Grazing - Productivity - Secondary succession – Life strategies.

RÉSUMÉ
(travail original)

Dans le Parc Naturel Régional du Vercors (Rhône-Alpes, France), les pelouses et landes calcicoles collinéennes et submontagnardes ont fait l'objet d'un échantillonnage synchronique, dans le but de mettre en évidence l'influence respective des facteurs abiotiques (roche-mère et type de sol) et biotiques (dynamique successionnelle et pratiques pastorales) sur l'organisation agro-écologique de la végétation. Les principaux facteurs d'organisation des communautés sont hiérarchisés par une Analyse Factorielle des Correspondances, et mis en relation avec les variables de milieu et de pratiques pastorales. Les deux principaux gradients sont trophique et successionnel, et sont considérés respectivement comme le niveau de stress et le niveau de perturbation s'appliquant sur la pelouse. Un modèle prédictif de la succession des espèces sur ces gradients est construit en étalonnant les axes factoriels avec les valeurs de phytomasse aérienne des pelouses pour F1, et le recouvrement des strates ligneuses pour F2. Deux Classifications Ascendantes Hiérarchiques permettent l'établissement d'une typologie agro-écologique des stations et des espèces. Enfin, l'utilisation des stratégies adaptatives et des formes biologiques des espèces permet de caractériser des groupes fonctionnels, pour chaque stade des gradients trophique et successionnel.

MOTS CLÉS : Pelouses calcicoles - Pâturage - Productivité – Succession secondaire - Stratégies des espèces.

* Manuscrit reçu le 19 novembre 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 3 avril 1998.

Source : MNHN

INTRODUCTION

La végétation des écosystèmes pâturés évolue sous la double influence des conditions édapho-climatiques et des pratiques de gestion (BALENT, 1987 ; ALARD *et al.*, 1994 ; MULLER, 1996 ; COHEN & ALEXANDRE, 1997). Les principaux facteurs d'organisation des communautés herbacées sont le niveau de disponibilité des ressources trophiques et hydriques (ou stress), la compétition (intra- et inter-spécifique), l'intensité et la fréquence des perturbations biotiques et abiotiques (GRIME *et al.*, 1988 ; MC COOK, 1994 ; TILMAN, 1994 ; RODRIGUEZ *et al.*, 1995).

La déprise agro-pastorale des pelouses, prairies et landes de parcours a pour conséquence écologique une modification des rapports de compétition inter-spécifique au sein de la communauté pâturée (BALENT, 1991). Des groupes fonctionnels composés d'espèces ayant des traits biologiques et des stratégies adaptatives semblables, se remplacent alors au cours de la succession post-culturale (TATONI & ROCHE, 1994 ; THOMPSON *et al.*, 1996 ; DUTOIT & ALARD, 1996a).

Les communautés de pelouses calcicoles sont composées d'espèces oligotrophes liées à des pratiques agro-pastorales extensives (pâturage ou fauche) (DURING & WILLEMS, 1984 ; BOBBINK *et al.*, 1988 ; BOULLET, 1989 ; DUTOIT & ALARD, 1996b). En cas d'abandon ou d'utilisation irrégulière, ces espèces sont progressivement remplacées par des espèces compétitives, comme *Brachypodium pinnatum* et des arbustes pionniers (*Juniperus communis*, *Pinus sylvestris*, *Genista cinerea*, *Buxus sempervirens*, *Rosa canina*...). Au contraire, en cas de fertilisation ou d'augmentation de la charge animale, ce sont des graminées fourragères qui s'installent (*Dactylis glomerata, Festuca arundinacea, Arrhenatherum elatius*...). Cette dynamique correspond à un remplacement progressif de "*fugitive species*", dont l'établissement et le maintien sont dépendants d'une perturbation régulière, par des "*equilibrium species*", éliminant les premières par un processus d'exclusion compétitive (PICKETT, 1980 ; CASWELL & COHEN, 1991).

Les conséquences agro-écologiques de la déprise pastorale des milieux prairiaux oligotrophes sont importantes, tant en terme de conservation de la ressource pastorale (HUBERT & GRANDJANNY, 1989) que de conservation de la biodiversité (ALARD *et al.*, 1994 ; BROYER & PRUDHOMME, 1995 ; MULLER, 1996 ; ORTH & GIRARD, 1996). Les pelouses calcicoles pâturées ou fauchées de manière extensive ont une grande importance pour la conservation d'une flore et d'une faune (avifaune et entomofaune) spécifiques à ces habitats (GREEN, 1990 ; ASMODÉ, 1992 ; DUTOIT & ALARD, 1996b).

Il existe peu de références concernant l'écologie et la dynamique des pelouses calcicoles de parcours dans les Préalpes françaises (VIDAL, 1982 ; GAULTIER, 1989) et leur valeur agronomique (GARDE, 1990 ; COPPEL & ETIENNE, 1992). Dans ce travail, l'objectif est d'abord de hiérarchiser les principaux facteurs d'organisation de la végétation des pelouses calcicoles du Vercors, puis de construire un modèle prédictif d'évolution de la flore sur les principaux gradients, en étalonnant les axes factoriels avec des variables de milieu (BALENT, 1987). Il s'agit ensuite d'établir une typologie agro-écologique des stations tenant compte à la fois de variables géopédologiques et de variables de gestion pastorale (DELPECH, 1993), et une typologie des espèces tenant compte de leurs stratégies biologiques, donc de leur rôle fonctionnel dans la communauté (KÖRNER, 1994, SOLBRIG, 1994).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude est constituée par les étages collinéen et submontagnard du Vercors (de 300 à 1 300 m), massif préalpin calcaire qui occupe une position charnière entre les Préalpes du Nord et les Préalpes du Sud (FIG. 1). La transition climatique vers le climat subméditerranéen est particulièrement rapide dans sa partie sud-ouest (MEYZENQ, 1984). Les précipitations moyennes mensuelles et les températures moyennes annuelles sont donc très contrastées, variant de 1 214 mm et 7 °C à Villard de Lans (1 040 m), au nord du plateau, à 881 mm et 11 °C à Die (400 m), au sud du massif, dans la vallée de la Drôme.

Les sols sur roche-mère calcaire sont très dépendants de la nature de la roche-mère et de son comportement hydrique (BOTTNER, 1971). Les calcaires durs (par exemple de faciès urgonien) ne permettent pas la constitution de réserves en eau, en raison d'un drainage vertical intense et d'alternances d'humectation-dessication très contrastées à l'interface sol-roche (BLONDE & BRUCKERT, 1989). À l'inverse, les marnes et marno-calcaires du Valanginien et de l'Hauterivien le permettent, en raison d'un drainage vertical plus lent.

Deux grands types d'associations de sols se rencontrent dans la zone d'étude (BONFILS & ROMANE, 1990). Les sols de plateau en relief karstique sont des lithosols sur calcaire dur, à très faible réserve utile, et des fersiasols dans les dolines et les fissures de la roche. Les sols de versants, en relief collinaire, sont des rendosols ou des calcosols sur grèzes colluviales ou calcaires marneux (VIDAL, 1982 ; BARTHES & BORNAND, 1987 ; GIRARD & BAIZE, 1992).

La végétation de la zone d'étude appartient à deux domaines phytogéographiques : le secteur delphino-jurassien au nord et le secteur haut-provençal au sud. Les principales séries de végétation sont celles du chêne pubescent à l'étage collinéen (série delphino-jurassienne au Nord et au centre du massif, et série supra-méditerranéenne au Sud), et celle de la hêtraie mésophile à l'étage montagnard (OZENDA, 1985).

Source : MNHN

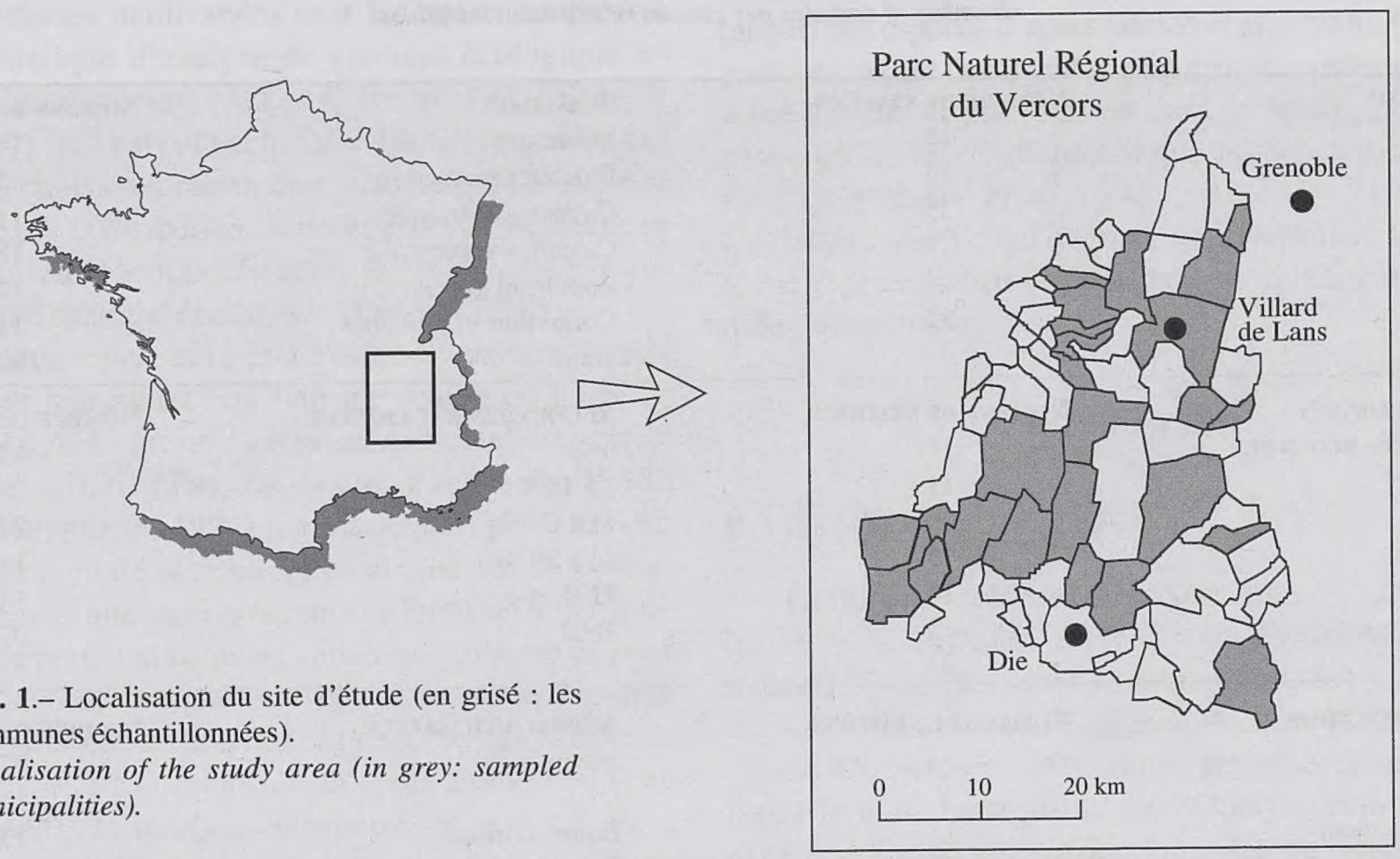


FIG. 1.– Localisation du site d'étude (en grisé : les communes échantillonnées).
Localisation of the study area (in grey: sampled municipalities).

Dans le Vercors, les pelouses, landes et fruticées collinéennes et montagnardes sont utilisées par l'élevage ovin et caprin depuis le Moyen-Âge au moins dans le Sud du massif, plus récemment semble-t-il (2e moitié du XIXe siècle), par l'élevage bovin et équin (BLACHE, 1931). La déprise agricole a pris de l'ampleur dans le Vercors dans les années 1950-1960 (JAUNEAU & CHEDIN, 1990), ce qui a conduit à la mise en place, de 1991 à 1996, d'une mesure agri-environnementale (Article 19), dont un des objectifs était le maintien de la diversité floristique et faunistique des pelouses sèches par des pratiques agro-pastorales extensives.

Les modes de conduite des surfaces pastorales, parcs et parcours, dépendent du type d'exploitation (FABRE & SOULA, 1991). Les exploitations ovin ou bovin-viande utilisent des parcours de grande taille (>10 ha) avec une conduite très extensive (0,2 UGB/ha de SFP) et une absence de fertilisation. Les exploitations à orientation plutôt laitière (ovin, bovin ou caprin) ou mixte lait-viande utilisent des parcs de plus petite taille (< 5 ha), avec des chargements moyens (0,5 UGB/ha) et une fertilisation nulle à faible sur les surfaces pâturées. Des chargements plus importants (0,9 UGB/ha) et une fertilisation inférieure à 60 unités de N+P+K ne se trouvent que sur les exploitations bovin-lait ou viande spécialisées. Sur les pelouses calcicoles pâturées, les pratiques de fertilisation organique, quand elles existent, sont inférieures à 10 t/ha, et si le débroussaillage manuel d'entretien est régulier, seule une minorité d'exploitants utilisent des moyens mécaniques puissants comme le gyrobroyage (JAUNEAU *et al.*, 1993).

ÉCHANTILLONNAGE ET MESURES

Les pelouses calcicoles du Vercors se développent dans différentes conditions stationnelles (topographie, altitude, exposition, roche-mère, type de sol…), à différents stades dynamiques (ligneux dominant, recouvrement global et par strates), et selon différents modes d'utilisation agro-pastorale (pâturage seul, pâturage mixte, parfois en association avec la fauche, le débroussaillage mécanique, voire le brûlis, très rarement la fertilisation organique).

Nous avons réalisé un échantillonnage synchronique de 92 stations sur 25 communes du Parc du Vercors (FIG. 1). Le tableau I montre la distribution de l'échantillon par classes des 6 principales variables (altitude, substrat, espèce ligneuse dominante, recouvrement cumulé des strates ligneuses, mode d'utilisation et animal utilisateur).

Pour chaque station, un profil de sol a été réalisé. La profondeur, la charge en cailloux, et la texture granulométrique de chaque horizon ont été notées, ainsi que l'effervescence à HCl. Un indice de réserve utile a été calculé pour chaque station à partir de ces paramètres (d'EPENOUX, 1992) :

$$R.U. = \sum R.U.(H_i)$$

$$R.U.\ (H\ i) = text.\ (H\ i) \times prof.\ (H\ i) \times (1 - caill.\ (H\ i))$$

où R.U. (H i) est la réserve utile de l'horizon i (en mm)
text. (H i) est le coefficient de réserve utile pour une texture donnée, par exemple 2 pour une texture argilo-limoneuse (en mm / cm d'épaisseur)
prof (H i) est la profondeur de l'horizon i (en cm)
caill. (H i) est la charge en éléments grossiers de l'horizon i (en %)

Source : MNHN

TABLEAU I.– Nombre de stations par classes des variables principales.
Number of samples per classes of the main variables.

ALTITUDE (M)	NOMBRE DE STATIONS	SUBSTRAT	NOMBRE DE STATIONS
300-500	10	Marnes	14
500-700	24	Calcaires marneux	25
700-900	15	Calcaires détritiques	11
900-1100	29	Calcaires urgoniens	18
1100-1300	14	Eboulis et grèzes	13
Total	92	Colluvions et moraines	11
		Total	92
LIGNEUX DOMINANT	**NOMBRE DE STATIONS**	**RECOUVREMENT LIGNEUX**	**NOMBRE DE STATIONS**
Buis ou Chêne pubescent	11	0 %	13
Genêt cendré	11	1 à 10 %	23
Genévrier	26	11 à 25 %	24
Pin sylvestre	15	26 à 39 %	18
Rosacées spp.	16	41 % et +	14
Absence	13	Total	92
Total	92		
MODE D'UTILISATION	**NOMBRE DE STATIONS**	**ANIMAL UTILISATEUR**	**NOMBRE DE STATIONS**
Fauche	14	Bovin	37
Brûlis	9	Ovin	17
Débroussaillement	18	Equin & mixte	13
Pâturage seul	41	Caprin & mixte	10
Abandon	10	Absence de pâturage	15
Total	92	Total	92

Cet indice de réserve utile, en dépit d'une certaine imprécision liée à la difficulté d'estimation sur le terrain de certains paramètres comme la texture granulométrique, présente en revanche l'intérêt d'être relativement rapide, quantitatif, et surtout de permettre la comparaison d'un grand nombre de stations entre elles.

La composition floristique des communautés a été notée pour les 92 stations par relevé linéaire de 50 points-quadrats, permettant d'obtenir les contributions spécifiques quantifiées, considérées comme une estimation du recouvrement relatif d'une espèce au peuplement (KENT & COKER, 1992 ; DAGET & POISSONET, 1995). Cette méthode, conçue pour l'étude de la strate herbacée, est mal adaptée aux strates ligneuses (DAGET, 1996). Les différents stades de recolonisation ligneuse ont pour cette raison été caractérisés indépendamment par des critères physionomiques (recouvrement global et par strates, espèces dominantes pour chaque strate) en s'aidant sur le terrain d'une charte d'estimation des recouvrements relatifs (PRODON & LEBRETON, 1981 ; COHEN & ALEXANDRE, 1997).

La valeur agronomique des pelouses a été étudiée au moyen de trois paramètres : la productivité de la strate herbacée, approchée par la production instantanée des pelouses au printemps, les indices de nutrition minérale N, P, K (DURU, 1992) et l'indice de valeur pastorale, calculé à partir de la contribution des espèces fourragères au peuplement (DAGET & POISSONET, 1995).

La production instantanée des pelouses a été mesurée par des coupes de phytomasse aérienne sur un sous-échantillon stratifié de 45 stations, en respectant une distribution équilibrée de ces stations dans les différents types agro-écologiques. Ces coupes ont été réalisées au printemps (avant le stade épiaison) avec une tondeuse à main, à raison de 4 répétitions par station (4 placettes contigües de 0,25 m^2), afin de prendre en compte la micro-hétérogénéité intra-stationnelle (BALENT *et al.*, 1997).

La productivité étant essentiellement déterminée par la quantité d'éléments minéraux absorbés par la végétation, des analyses minérales ont aussi été réalisées sur les échantillons de phytomasse aérienne provenant des 45 stations. L'azote a été mesuré par la méthode Kjeldahl, le phosphore par la méthode calorimétrique et le potassium par absorption atomique.

Des indices de nutrition minérale N, P et K ont ensuite été calculés à partir des résultats des analyses selon les formules proposées par DURU (1992) et BALENT *et al.* (1997) :

$$IN = \%N \times 100 / 4{,}8\ (MS)^{-0{,}32} \text{ (si MS} > 1 \text{ t/ha)}$$

$$IN = \%N \times 100 / 4{,}8 \text{ (si MS} < 1 \text{ t/ha)}$$

$$IP = \%P \times 100 / (0{,}15 + 0{,}065 \times \%\ N)$$

$$IK = \%K \times 100 / (1{,}6 + 0{,}525 \times \%\ N)$$

où MS est la production instantanée de matière sèche (t/ha), % N est le taux d'azote, % P le taux de phosphore et % K le taux de potassium.

Source : MNHN

ANALYSE DES DONNÉES

Les méthodes multivariées sont les mieux adaptées à une problématique d'analyse de gradient écologique au niveau de la communauté (ALLEN & STARR, 1982 ; KENT & COKER, 1992). L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été choisie en raison de la structure de la matrice espèces-relevés (distributions unimodales des espèces), et de ses propriétés de modélisation de la succession des espèces sur un gradient écologique (PRODON, 1988).

Le principe repose sur l'étalonnage des axes factoriels en effectuant une régression linéaire simple ou multiple d'un axe de l'AFC sur un facteur ou une combinaison de facteurs du milieu (TER BRAAK & PRENTICE, 1988 ; PRODON & LEBRETON, 1994). Le modèle est prédictif car, grâce à l'équation de régression, il est possible de prédire la coordonnée d'une station sur un axe factoriel à partir de la valeur que prennent la ou les variables explicatives pour cette station. Réciproquement la valeur de la variable explicative pour une station donnée peut être prédite par sa coordonnée sur l'axe factoriel. D'après LEBRETON (cité par FILY, 1990), "*l'analyse multivariée représente alors un outil de modélisation douce, opposée à une modélisation mécaniste trop complexe dans le cas des successions*". Cette technique peut être utilisée après ACP ou AFC (PRODON & LEBRETON, 1981 ; BALENT, 1987 ; TATONI *et al.*, 1994), ou encore après AFC "détendancée" (COTTRELL, 1996 ; BRUNET *et al.*, 1997 ; FUHLENDORF & SMEINS, 1997). C'est une alternative à l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC), sachant que les corrélations obtenues avec les facteurs du milieu seront toujours plus élevées avec une ACC qu'avec une AFC suivie de régressions (PRODON & LEBRETON, 1994).

Dans le cas d'un gradient simple, le deuxième facteur d'une AFC n'est pas mathématiquement indépendant du premier (effet GUTTMAN) : F2 est fonction polynôme de degré 2 de F1, et le nuage de points prend alors une forme parabolique dans le plan F1/F2 (LEBART *et al.*, 1995). Cette disposition traduit une structure particulière de la matrice des données, très fréquente en écologie : les stations qui ont des positions "extrêmes" sur le gradient principal possèdent peu ou pas d'espèces "moyennes", et réciproquement les stations "moyennes" possèdent peu ou pas d'espèces "extrêmes". L'effet GUTTMAN ne dispense pas de rechercher la signification de F2 : il peut en effet "*résulter d'une relation réellement parabolique entre les facteurs écologiques responsables des deux premiers axes de l'analyse*" (PRODON & LEBRETON, 1994).

Deux Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) sont ensuite effectuées sur le sous-espace défini par les quatre premiers facteurs de l'AFC, afin d'obtenir d'une part une typologie des stations et d'autre part une typologie des espèces (BALENT, 1987). L'évolution des stratégies biologiques des espèces le long des principaux gradients est ensuite analysée (DELCROS, 1993, TATONI & ROCHE, 1994, DUTOIT & ALARD, 1996a). Celles-ci sont établies pour la plupart des espèces d'après GRIME *et al.* (1988). Cependant, pour une partie des espèces oligotrophes présentes dans la zone d'étude et non traitées dans la bibliographie, nous avons utilisé la clé dichotomique proposée par différents auteurs (GRIME *et al.*, 1988, BONHAM *et al.*, 1991, COTTRELL, 1996), qui permet de déterminer la stratégie d'une espèce à partir de caractères morphologiques et phénologiques simples.

RÉSULTATS

INVENTAIRE FLORISTIQUE

La flore des pelouses et landes calcicoles du Vercors est très riche : près de 400 espèces y ont été identifiées, appartenant à 55 familles, dont 4 sont représentées par plus de 30 espèces : Fabacées (56 espèces), Poacées (43), Astéracées (36) et Orchidacées (32). Parmi les espèces protégées, le taxon le plus remarquable est l'Ophrys drômois (*Ophrys drumana* Delforge), endémique des pelouses calcaires arides des Préalpes du Sud (JACQUET, 1995). Parmi les autres espèces qui bénéficient d'une protection réglementaire, nationale ou régionale, on peut citer *Bombycilaena erecta*, *Convolvulus cantabrica, Dianthus gratianopolitanus, Eryngium spinalba, Gymnadenia odoratissima*, *Orchis tridentata* et *Viola rupestris*.

L'espèce la plus fréquente des relevés est le Brome érigé (*Bromus erectus*), graminée hémicryptophyte sociale dominante dans la plupart des pelouses étudiées, et présente dans toutes les stations. Il est souvent co-dominant avec le Brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), indicateur précoce de la succession secondaire dans les pelouses calcicoles à neutroclines sous-utilisées ou abandonnées, qu'il colonise sous forme de taches à partir des ourlets préforestiers (DURING & WILLEMS, 1984 ; VABRE, 1986 ; BOBBINK *et al.*, 1988 ; BOULLET, 1989 ; DUTOIT & ALARD, 1996b).

La syntaxonomie de beaucoup de groupements calcicoles du Vercors reste à définir précisément, en particulier à cause d'un passage graduel des groupements médioeuropéens aux groupements méditerranéens. Par exemple, le premier groupement de notre classification (pelouses xérocalcicoles subméditerranéennes) semble intermédiaire entre l'association de l'*Ononido-Brometum* décrite par ROYER (1987) du Jura méridional et de l'Isle Crémieu, et à celle de l'*Ononido-Carlinetum* décrite par GAULTIER (1989) du Diois méridional.

ÉTALONNAGE DU GRADIENT TROPHIQUE

L'AFC de référence a été réalisée sur une matrice 122 espèces X 92 stations, après élimination des espèces présentes dans moins de 5 stations (FIG. 2 et 3).

Source : MNHN

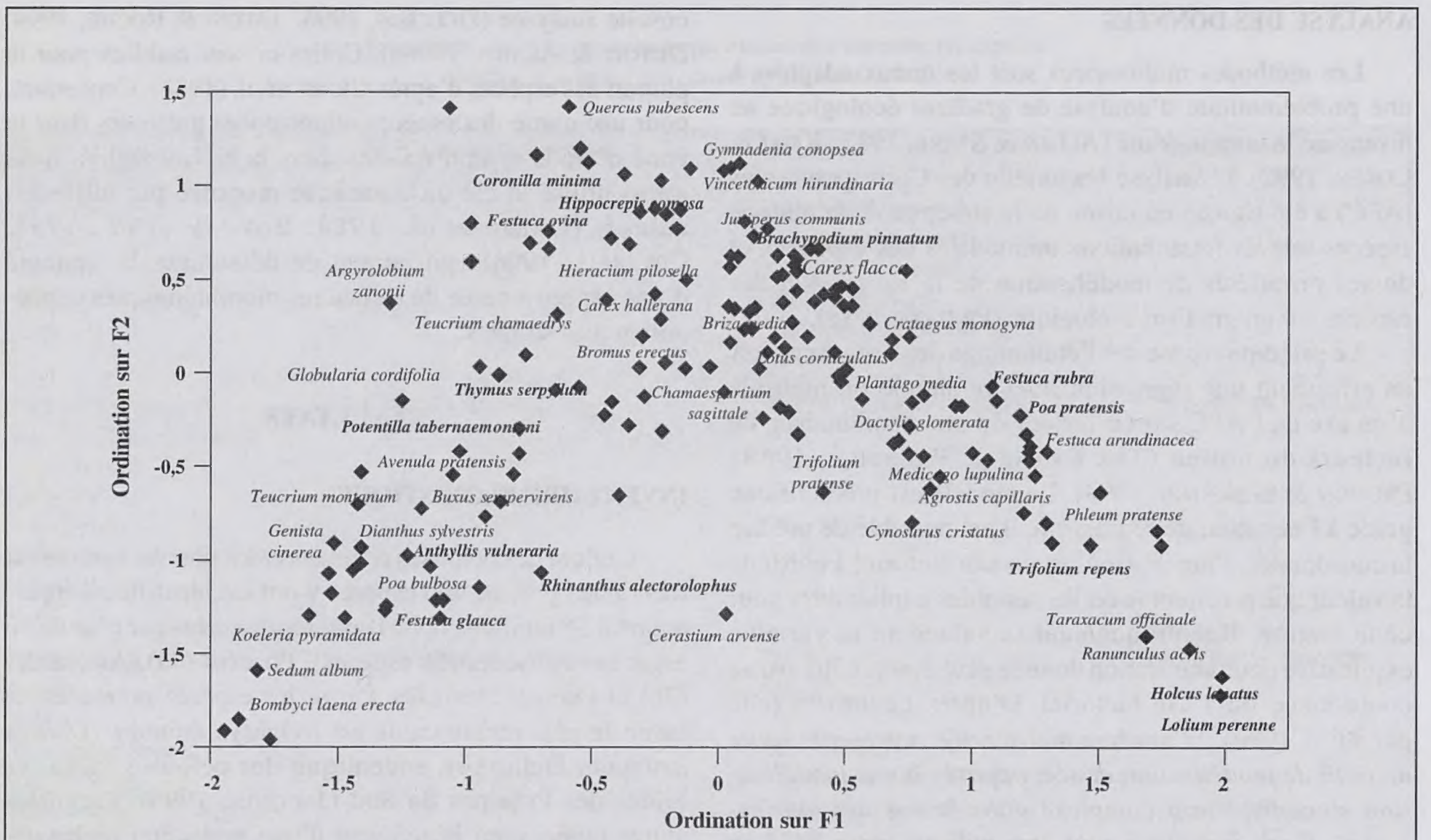


FIG. 2.– Ordination des espèces dans le plan F1/F2 de l'AFC (en gras : espèces les plus contributives à la formation des axes).
Ordination of species on the first two factors of CA.

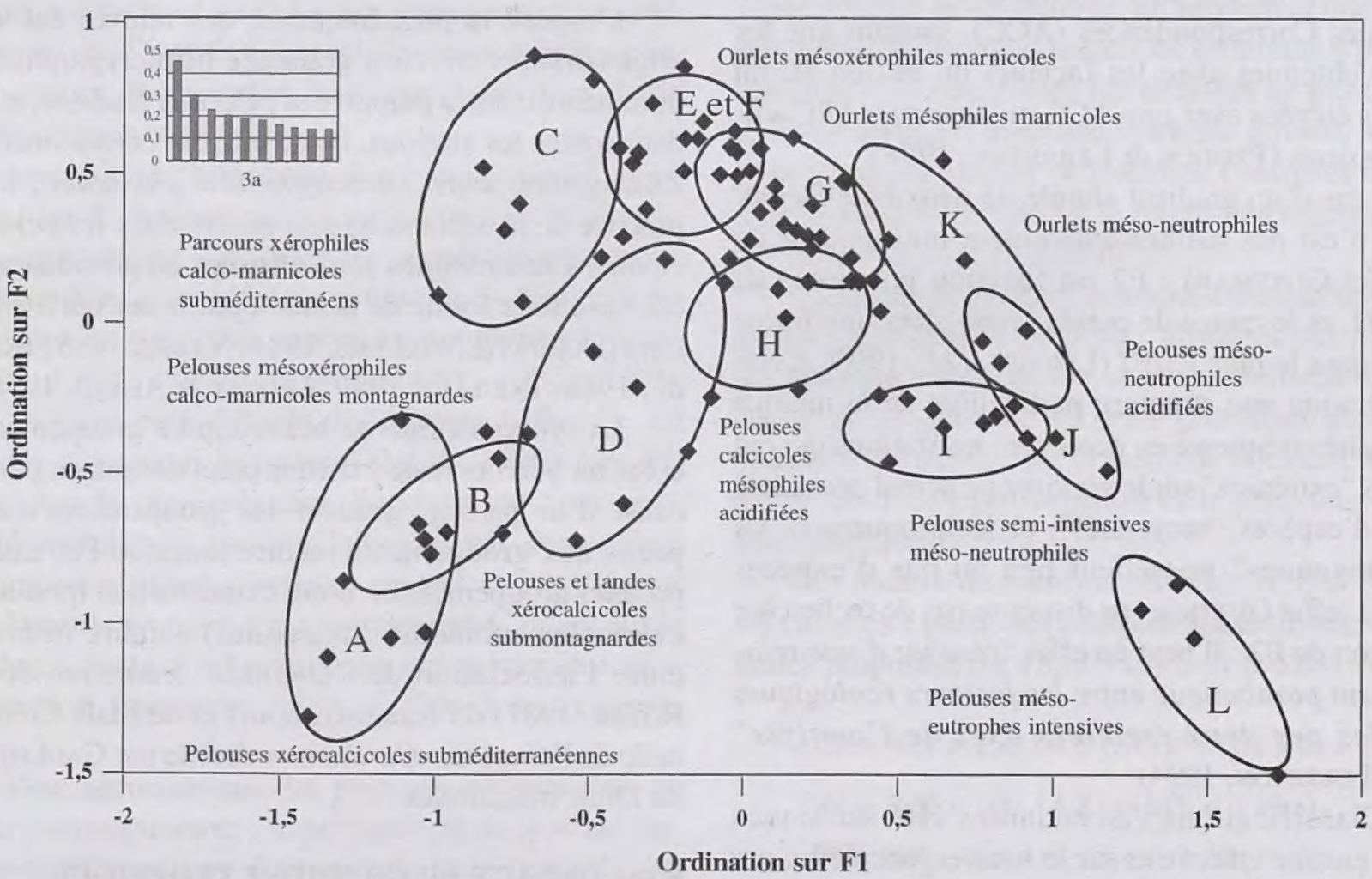


FIG. 3.– Ordination et classification des pelouses par CAH dans le plan F1/F2 de l'AFC (a : Diagramme des valeurs propres).
Ordination and classification of grasslands on the first two factors of CA (a: Diagram of eigenvalues).

Source : MNHN

L'axe 1 (corrélation canonique = 0,67) oppose, du côté négatif, des espèces oligotrophes calcicoles, xérophiles à mésoxérophiles, indicatrices de faible niveau trophique et/ou hydrique (par contributions décroissantes : *Festuca glauca, Anthyllis vulneraria*, *Festuca* groupe *ovina*, *Potentilla tabernaemontani*, *Thymus* groupe *serpyllum*), et du côté positif, des espèces méso-neutrophiles, indicatrices de niveau trophique et/ou hydrique plus élevé (*Trifolium repens*, *Lolium perenne*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*, *Holcus lanatus*).

Réciproquement, au côté négatif de l'axe 1 correspondent des pelouses rases de parcours, sur calcaire dur, utilisées en pâturage mixte en association avec la fauche ou le débroussaillement (Type A, FIG. 3). Au côté positif correspondent des pelouses piétinées et fertilisées par restitutions organiques, sur sols plus profonds (marnes ou colluvions argileuses) correspondant à des reposoirs ou des zones pâturées de manière semi-intensive (Type L, FIG. 3).

L'équation de régression obtenue entre la phytomasse aérienne des pelouses après transformation logarithmique (PRODON & LEBRETON, 1994) et leurs abscisses sur F1 est la suivante (FIG. 4) :

$$\text{Log (Biomasse)} = 0{,}7627\ (x_{F1}) + 4{,}6275$$
$$(r = 0{,}83,\ p < 0{,}001,\ n = 45)$$

La valeur de la corrélation permet de penser que l'ordination des stations sur le premier axe de l'AFC est un bon prédicteur de leur productivité. La corrélation obtenue avec l'indice de réserve utile est moins forte ($r = 0{,}76$, $p < 0{,}001$), ce qui montre la prépondérance du facteur trophique sur le facteur hydrique pour cet axe.

La variation sur F1 des autres paramètres liés à la productivité (indices de Valeur Pastorale et indices de nutrition N et P) sont présentées sur les figures 5 à 7. L'équation de régression pour l'indice de VP est la suivante (relation polynomiale d'ordre 2) :

$$\text{Indice de VP} = 5{,}2721\ (x_{F1}^2) + 11{,}355\ (x_{F1}) + 23{,}711$$
$$(r = 0{,}85,\ p < 0{,}001,\ n = 92)$$

Les valeurs obtenues pour les indices N et P montrent que toutes les pelouses oligotrophes de l'échantillon sont fortement carencées en éléments nutritifs, et viennent confirmer que le premier facteur mesure le niveau de stress trophique et hydrique affectant les pelouses.

ÉTALONNAGE DU GRADIENT SUCCESSIONNEL

Aux coordonnées négatives de l'axe 2 (corrélation canonique = 0,55), se retrouvent les espèces "extrêmes" les plus contributives à F1, ainsi qu'une espèce caractéristique des prairies maigres fauchées et peu ou pas fertilisées, *Rhinanthus alectorolophus*. Ces espèces sont liées à des formations herbacées rases (Types A et L, FIG. 3), peu ou pas colonisées par les ligneux en raison d'un régime de perturbation régulier et relativement homogène (mixité pâturage-fauche ou pâturage-débroussaillement, ou pâturage semi-intensif en parcs), indépendamment du niveau trophique de la pelouse.

TABLEAU II.– Contributions spécifiques moyennes des espèces dominantes par type (en %).
Average relative percentage cover of dominant species per class.

TYPE FLORISTIQUE	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
Altitude moyenne (m)	830	1040	640	995	695	1040	860	1100	710	1035	615	750
Nombre de stations	6	8	8	9	8	8	16	6	8	5	6	4
Anthyllis vulneraria	**7,5**	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Bromus erectus	**17**	**21**	**21**	**16**	**18**	**19**	**15**	**14**	**10**	**8**	**14**	7
Festuca glauca	**11**	**12**	–	**6**	–	–	–	2	–	–	–	–
Thymus serpyllum	**10**	3	2	**6**	4,5	2	4	3	–	–	–	–
Carex hallerana	–	**5**	1	3	**4**	**8**	3	–	–	1	–	–
Teucrium chamaedrys	3	**4**	**9**	1	2	**5**	2	1	–	–	–	–
Festuca ovina	4	–	**11**	2	**7**	4	1	–	–	–	–	–
Hieracium pilosella	–	–	2	4	**8**	3	4	–	–	–	–	–
Carex flacca	–	–	–	3	**8**	1	**7**	4	4	3	1	–
Brachypodium pinnatum	–	3,5	3	1	4,5	**18**	**9**	**11**	3	**15**	**14**	–
Briza media	–	2	–	4	4	2	**7**	**7**	3	1,5	–	
Festuca rubra	–	–	–	–	–	–	3	**10**	3,5	**11**	5	7
Poa pratensis	–	–	–	–	–	2	2	1,5	3,5	4	**11**	**8**
Festuca arundinacea	–	–	–	–	–	–	–	–	**5,5**	2	3	–
Medicago lupulina	–	–	–	–	–	–	–	–	**4,5**	0,5		–
Dactylis glomerata	–	–	–	–	–	–	–	–	**4**	4	**5**	–
Trifolium repens	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4	–	**13**
Lolium perenne	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	**12**

Source : MNHN

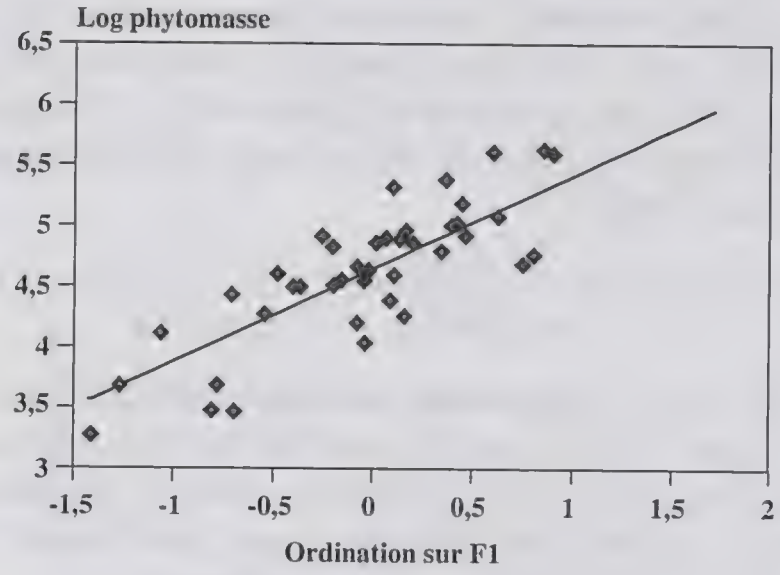


FIG. 4.– Corrélation entre la phytomasse aérienne des stations et leur ordination sur F1.
Correlation between Axis 1 sample ordination and above-ground phytomass.

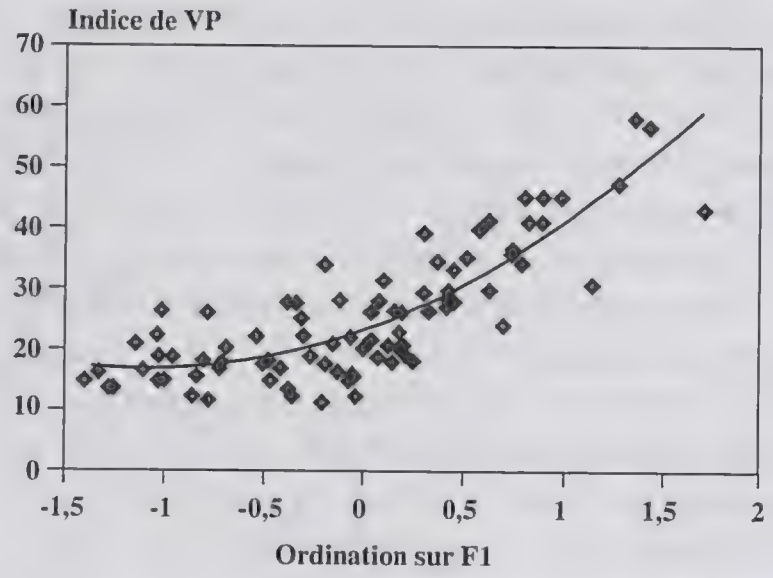


FIG. 5.– Corrélation entre l'indice de valeur pastorale des stations et leur ordination sur F1.
Correlation between Axis 1 sample ordination and index of pastoral value.

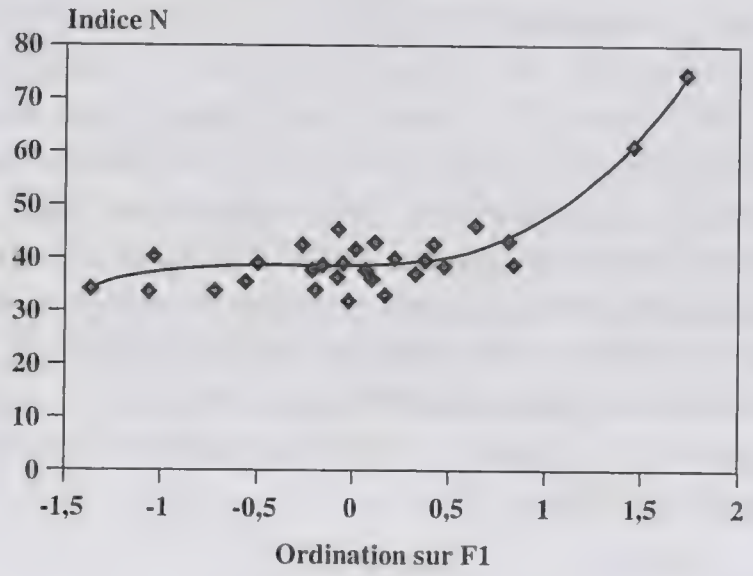


FIG. 6.– Variation de l'indice de nutrition azotée sur F1.
Nitrogen index variation along Axis 1.

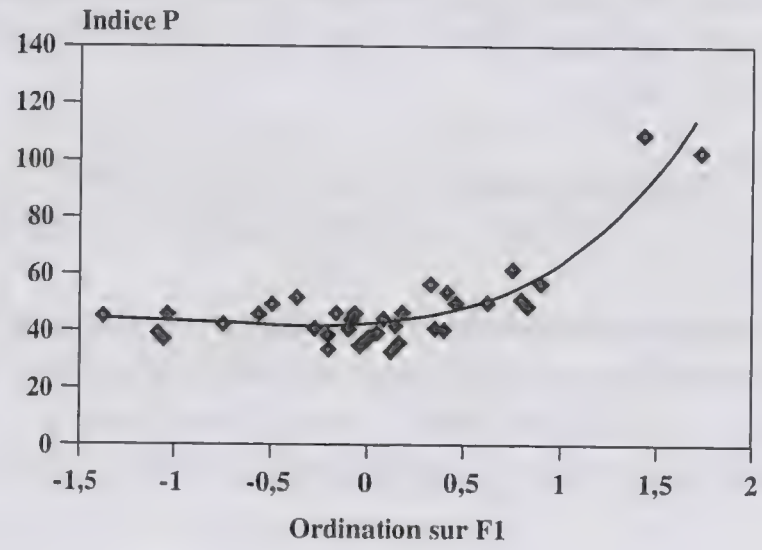


FIG. 7.– Variation de l'indice de nutrition phosphatée sur F1.
Phosphorus index variation along Axis 1.

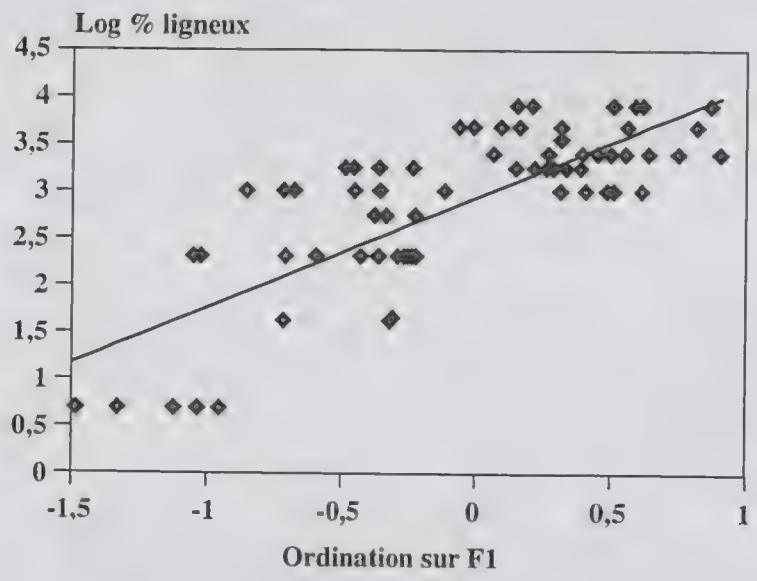


FIG. 8.– Corrélation entre le pourcentage de recouvrement ligneux et l'ordination des stations sur F2.
Correlation between percentage cover of shrub layers and sample ordination on Axis 2.

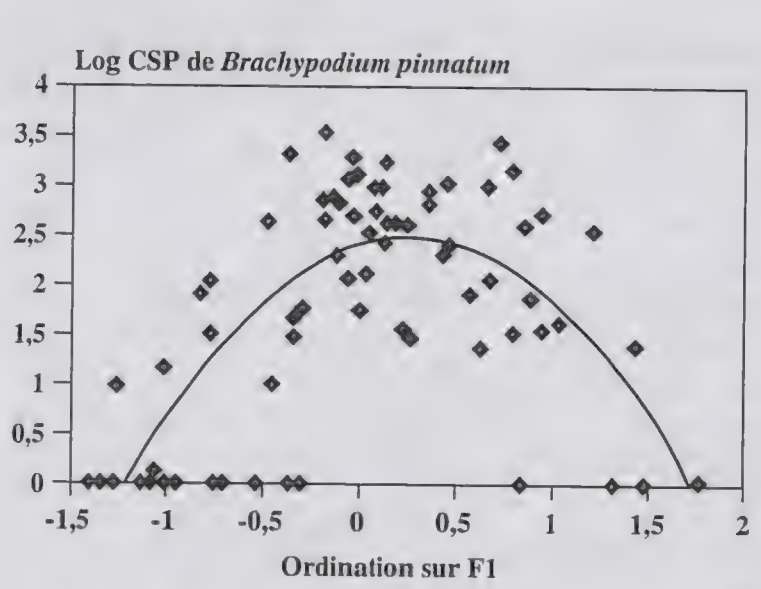


FIG. 9.– Variation du recouvrement de *Brachypodium pinnatum* sur F1.
Variation of percentage cover of Brachypodium pinnatum *along Axis 1.*

Source : MNHN

Aux coordonnées positives, se trouvent des espèces de parcours mésoxérophiles embroussaillés sur marnes et calcaires marneux : *Brachypodium pinnatum*, *Festuca* groupe *ovina*, *Carex flacca*, *Hippocrepis comosa*, *Coronilla minima* (Types E, F, G, FIG. 3).

La corrélation obtenue entre l'ordination des stations sur F2 et le recouvrement cumulé des strates ligneuses (après transformation logarithmique) indique que l'axe 2 retrace la dynamique successionnelle des pelouses (FIG. 8). L'équation de régression est la suivante :

$$\text{Log (\% ligneux)} = 1{,}168\ (x_{F2}) + 2{,}9052$$
$$(r = 0{,}79,\ p < 0{,}001,\ n = 80)$$

Il faut noter que cette relation n'est obtenue qu'après suppression des stations fauchées, dont la dynamique est différente de celle de la majorité des stations pâturées (BALENT, 1987).

Cette dynamique est consécutive à la diminution actuelle ou historique de l'intensité d'utilisation agro-pastorale, et peut être assimilée au niveau de perturbation biotique s'exerçant sur les pelouses. La variation du recouvrement de *Brachypodium pinnatum* montre aussi une tendance linéaire sur F2 et une tendance parabolique sur F1, ce qui semble indiquer que l'effet Guttman obtenu dans le plan F1/F2 n'est pas qu'artefactuel (FIG. 9).

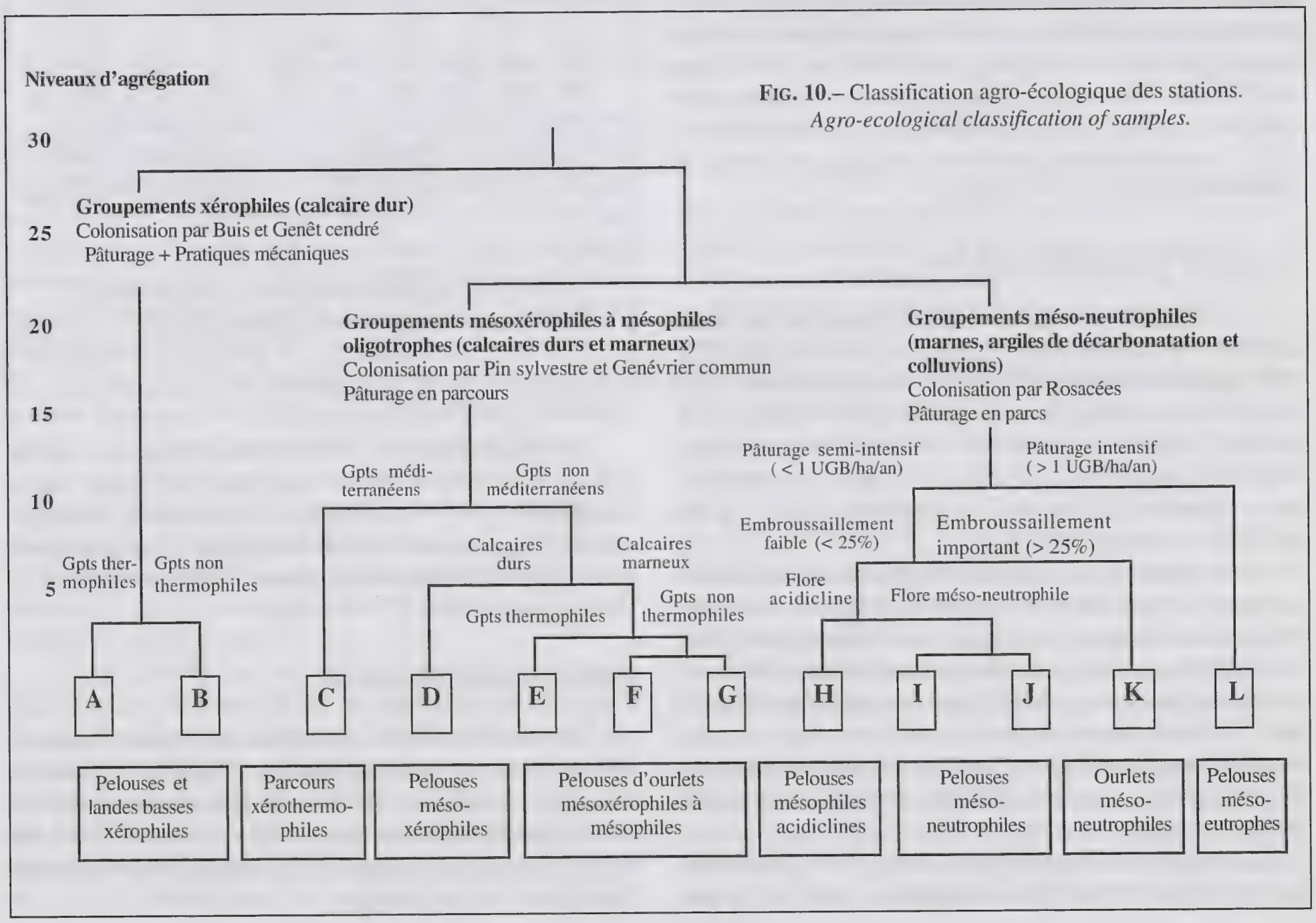
CLASSIFICATION AGRO-ÉCOLOGIQUE DES PELOUSES

La CAH a permis de classer les stations, d'après les indices de niveaux d'agrégation, en 12 types agro-écologiques, caractérisés à la fois par les conditions stationnelles, la dynamique successionnelle et le mode de gestion (FIG. 10 et TAB. II).

Les formations les plus oligotrophes sont les bromaies-festuçaies rases (types A à D), xérophiles à mésoxérophiles, installées sur calcaires durs ou grèzes colluviales, généralement peu embroussaillées (0 à 25 % de ligneux) en raison d'un mode d'exploitation associant pâturage et pratiques mécaniques. Elles sont colonisées par une lande basse ouverte à Buis (*Buxus sempervirens*) et Genêt cendré (*Genista cinerea*), en mosaïque avec la pelouse. La production instantanée de ce type de pelouses est très faible, entre 500 et 1 000 kg de MS/ha, et seules les parcelles fauchées peuvent dépasser 1 000 kg de MS/ha. L'indice de valeur pastorale est le plus souvent compris entre 15 et 20, et dépasse rarement 25.

Les bromaies-brachypodaies hautes et denses (types E à H), mésoxérophiles à mésophiles, sont installées sur des substrats marneux et marno-calcaires, sauf le type H, installé sur des argiles de décarbonatation issues de calcaires durs. Elles sont fortement colonisées (25 à 50 %) par le

FIG. 10.– Classification agro-écologique des stations.
Agro-ecological classification of samples.



Source : MNHN

Genévrier commun (*Juniperus communis*), le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), le Genêt cendré ou le Chêne pubescent (*Quercus pubescens*). Elles se caractérisent par une sous-utilisation pastorale : pâturage seul ou abandon, et parfois brûlis. Cette dernière pratique est connue pour favoriser le Brachypode, qui peut être considéré comme un pyrophyte (VABRE, 1986, FAERBER, 1995 ; SCHLAEPFER, 1997). La production instantanée de ces pelouses (800 à 1 500 kg de MS/ha) demeure faible mais leur valeur pastorale augmente par rapport aux types précédents (15 à 30, voire 35).

Pour l'ensemble des formations oligotrophes, le mode de conduite du pâturage est extensif, avec des chargements instantanés de l'ordre de 1 à 1,5 UGB/ha et des chargements pondérés de 0,25 à 0,5 UGB/ha/an, dans des parcs de grande taille (5 à 20 ha).

Au contraire, les formations mésotrophes à eutrophes (types I à L), établies sur sols plus profonds (marnes ou colluvions argileuses), sont utilisées sous forme de parcs de petite taille (< 5 ha), avec une pression de pâturage plus importante (chargements instantanés de 2 à 3 UGB/ha, chargements pondérés autour de 1 UGB/ha/an). Dans ces pelouses, le Brome coexiste avec diverses graminées fourragères (*Festuca arundinacea, F. rubra, Poa pratensis, Dactylis glomerata, Lolium perenne*), et les strates ligneuses sont généralement peu développées (0 à 25 %), et dominées principalement par des Rosacées ligneuses (*Rosa canina, Crataegus monogyna, Prunus spinosa,* plus rarement *Rubus fruticosus*). L'augmentation de phytomasse produite (1 500 à 3 000 kg de MS/ha) et de valeur pastorale (35 à 55) est importante, en liaison avec l'augmentation des restitutions organiques (< 10 t/ha).

CLASSIFICATION DES ESPÈCES

Une seconde CAH a été effectuée à partir des coordonnées de 170 espèces sur les 4 premiers facteurs de l'AFC (122 espèces actives et 48 espèces supplémentaires). Les espèces sont divisées en 10 types, d'après les indices de niveaux d'agrégation, en suivant l'ordination le long du gradient trophique décrit par F1 (FIG. 11), allant des classes les plus xérophiles (I à III), vers les mésoxérophiles (IV à VI) puis les mésophiles (VII à X).

Les espèces xérocalcicoles des pelouses rases pâturées et fauchées et des landes basses à Buis et Genêt cendré sont divisées en trois types : les espèces xérothermophiles (Type I, ex : *Bombycilaena erecta, Bupleurum baldense, Dianthus sylvestris*), les espèces xérophiles et montagnardes (Type II, ex : *Festuca glauca = laevigata, Avenula pratensis, Teucrium montanum*) et les espèces mésoxérophiles (Type III, ex : *Bromus erectus, Thymus serpyllum, Potentilla tabernaemontani*).

Les espèces mésoxérophiles calcicoles et marnicoles des parcours embroussaillés à Genévrier commun se partagent en trois classes : les espèces mésoxérophiles subméditerranéennes (Type IV, ex : *Argyrolobium zanonii, Dorycnium pentaphyllum, Catananche caerulea*), les espèces mésoxérophiles médio-européennes (Type V, ex : *Festuca* groupe *ovina, Globularia punctata, Carex hallerana*) et les espèces mésophiles médio-européennes (Type VI, ex : *Briza media, Carex flacca, Cirsium acaule*).

Les espèces méso-neutrophiles des pelouses denses acidifiées et des ourlets à Rosacées sont divisées en deux classes : les espèces neutro-calcicoles (Type VII, ex : *Brachypodium pinnatum, Origanum vulgare, Clinopodium vulgare*) et les espèces acidiclines (Type VIII, ex : *Festuca rubra, Agrostis capillaris, Luzula campestris*).

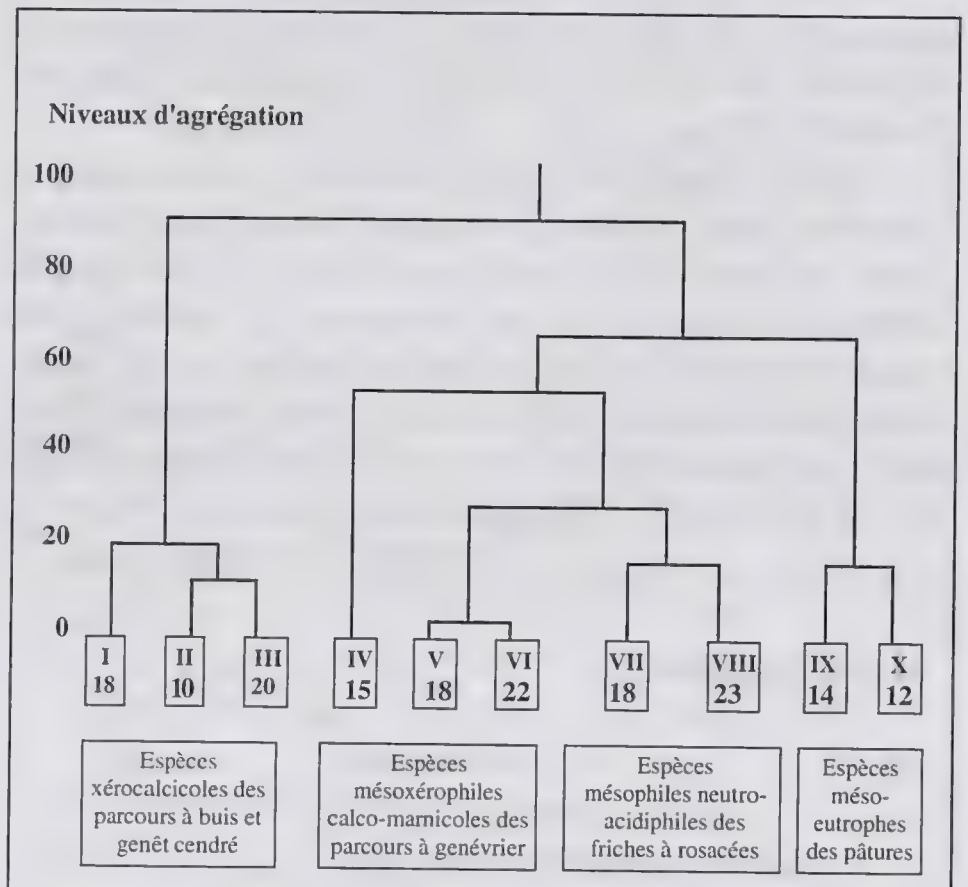


FIG. 11.– Classification agro-écologique des espèces.
Agro-ecological classification of species.

Enfin, les espèces des pâtures semi-intensives se partagent en deux classes : l'une comprend les espèces méso-eutrophes (Type IX, ex : *Festuca arundinacea, Trifolium repens, Poa pratensis*), l'autre les espèces à tendance nitrophile (Type X, ex : *Lolium perenne, Taraxacum officinale, Phleum pratense*).

GROUPES FONCTIONNELS

Une indication sur la succession des groupes fonctionnels d'espèces le long des gradients trophique (niveau de stress) et successionnel (niveau de perturbation) nous est fournie par la projection dans le plan factoriel F1/F2 des stratégies adaptatives et des formes biologiques dominantes des espèces, ou morphotypes (KÖRNER, 1994).

Source : MNHN

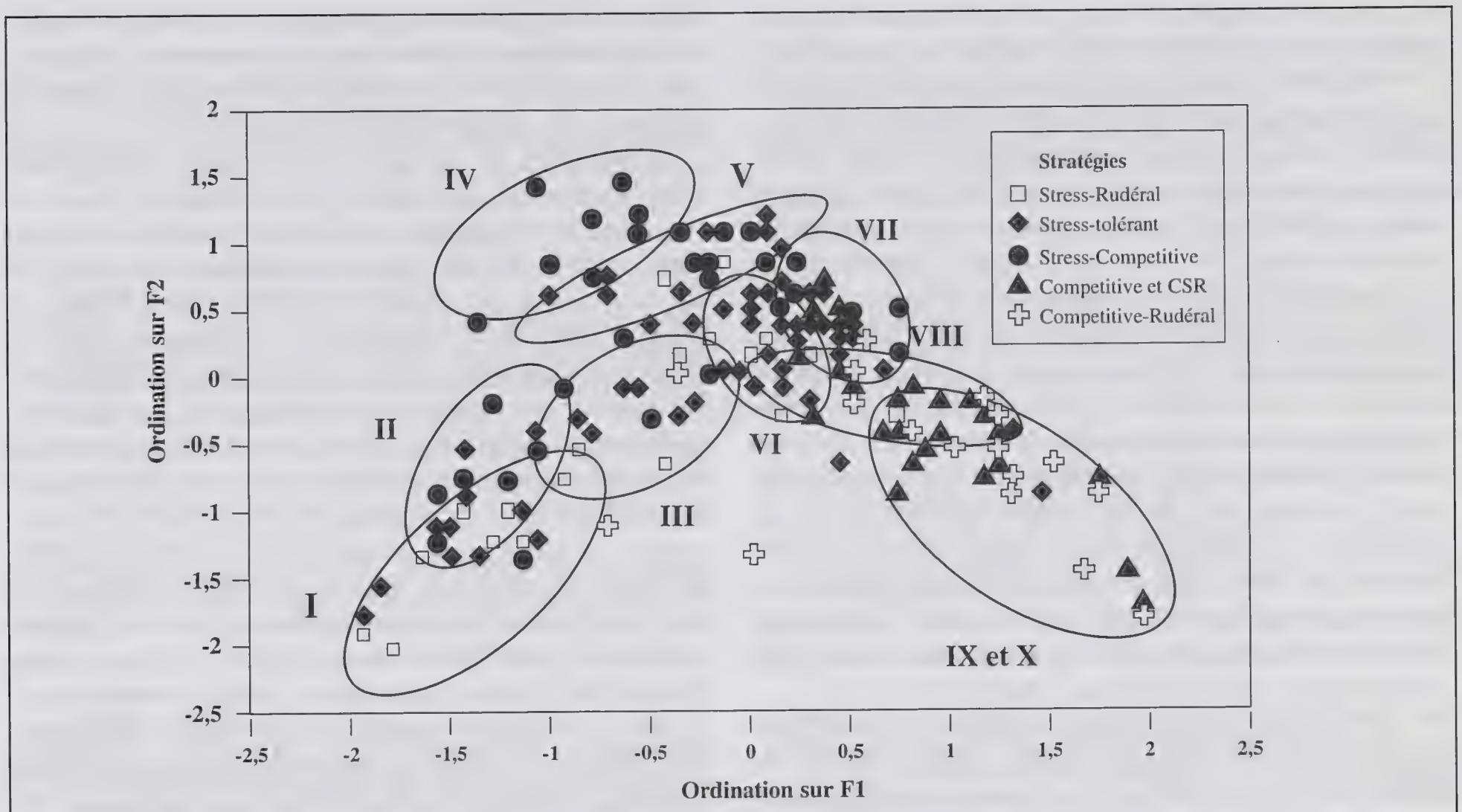


FIG. 12.– Stratégies biologiques et classification des espèces dans le plan F1/F2 (voir texte pour les noms des classes).
Life strategies and classification of species on the first two factors of CA (see text for the names of classes).

Pour les niveaux de stress élevés à moyens (pelouses oligotrophes mésoxérophiles à xérophiles), les stratégies des espèces sont à dominante S (*Stress-tolerant*), mais divergent sur le gradient successionnel. Les espèces de pelouses fauchées ou régulièrement pâturées (classes I à III, FIG. 12) ont souvent une stratégie SR (*Stress-Ruderal*), du fait d'un régime de perturbation régulier. Au contraire, les espèces des parcours embroussaillés et sous-pâturés (classes IV et V, FIG. 12) ont plutôt une stratégie SC (*Stress-Competitive*), comme *Brachypodium pinnatum* ou des arbustes pionniers, du fait d'un régime de perturbation irrégulier ou nul.

À de faibles niveaux de stress et à des niveaux de perturbation moyenne à forte correspondent des stratégies à dominante C (*Compétitive*), R (*Rudéral*) ou intermédiaire (CSR, CR) : ce sont les espèces de prairies mésotrophes à eutrophes, liées à un mode d'utilisation semi-intensif (classes VIII à X, FIG. 12).

Parallèlement, les formes biologiques des espèces montrent que les chaméphytes et phanérophytes pionniers sont associés préférentiellement à de faibles niveaux de perturbation sur F2, les thérophytes (annuelles et bisannuelles) à des niveaux plus élevés, les hémicryptophytes sont répandus dans l'ensemble de l'espace factoriel, et les géophytes (Orchidées et Liliacées) sont localisés à la partie oligotrophe de F1.

DISCUSSION

Ce travail permet de reconstituer, de manière synchronique, les principaux gradients d'organisation de la végétation des pelouses calcicoles du Vercors. Le premier axe de l'AFC est assimilable au niveau trophique de la pelouse, qu'il soit lié aux conditions de milieu ou au mode d'exploitation qui s'y exerce. Cette interpénétration des variables édaphiques et agronomiques en un gradient agro-écologique composite de productivité a été montrée par de nombreux auteurs dans les communautés herbacées pâturées ou fauchées (DE MONTARD & GACHON, 1978 ; HACKER, 1983 ; BALENT, 1987 ; BORNARD & DUBOST ; 1992, GUEUGNOT *et al.*, 1993 ; ALARD *et al.*, 1994 ; RODRIGUEZ *et al.*, 1995). Le premier facteur mesure en fait l'intensité du stress (au sens de GRIME *et al.*, 1988) auquel est soumis la pelouse : c'est le facteur d'organisation majeur des communautés étudiées. Le gradient trophique est prédominant pour expliquer la différenciation physionomique des pelouses calcicoles, comme cela a été montré en Haute-Normandie (DUTOIT & ALARD, 1996a). Dans les Préalpes du sud, l'importance du déterminisme édaphique (calcaires durs contre calcaires marneux) sur la dynamique des pelouses et des fruticées est essentielle (VIDAL, 1982 ; GAULTIER, 1989). Cependant, il semble d'après nos résultats que dans le Vercors, le niveau

Source : MNHN

de stress trophique soit plus important que le stress hydrique pour expliquer la différenciation des pelouses.

C'est la disponibilité en éléments minéraux qui détermine les interactions de compétition entre espèces potentiellement dominantes dans la communauté (TILMAN, 1994). *Brachypodium pinnatum* par exemple, qui possède un pouvoir compétitif très fort pour les faibles niveaux de disponibilité en phosphates (BOBBINK *et al.*, 1988), est dominant dans les stades intermédiaires du gradient trophique, alors que *Bromus erectus* l'est aux niveaux les plus faibles, voire *Festuca glauca* à l'extrémité du gradient (pelouses xérothermophiles). Aux niveaux de productivité les plus forts, *Festuca rubra, Dactylis glomerata, F. arundinacea, Poa pratensis*, et *Lolium perenne* sont adaptées à des niveaux croissants de piétinement et de fertilisation organique (COPPEL & ETIENNE, 1992; WILLEMS *et al.*, 1993; WILLEMS & VAN NIEUWSTADT, 1996). Elles deviennent tour à tour dominantes dans les pelouses eutrophisées, après un stade de co-dominance avec les graminées oligotrophes (Brome, Brachypode et *Briza media*) dans les pelouses mésotrophes.

Les valeurs de production instantanée obtenues pour les pelouses calcicoles du Vercors (500 à 1 500 kg de MS/ha) sont très proches de celles obtenues dans des formations comparables, sur les Grands Causses (HUBERT & GRANDJANNY, 1989), et dans les Préalpes du Sud (VIDAL, 1982; GARDE, 1990; COPPEL & ETIENNE, 1992). La production printanière représente environ 80 % de la production annuelle des pelouses à Brome, contre 20 % pour la repousse automnale comme l'ont montré notamment COPPEL & ETIENNE (1992). D'après HUBERT & GRANDJANNY (1989), les pelouses calcicoles oligotrophes, utilisées en parcours et non fertilisées, ne dépassent pas une productivité de 1 200 kg de MS/ha/an. Il est donc possible de conclure que les pelouses du Vercors sont en équilibre avec les pratiques pastorales actuelles, en ce qui concerne le gradient trophique.

Il en est autrement pour le second axe, qui représente la dynamique successionnelle selon un gradient d'utilisation pastorale décroissante. De tels gradients dynamiques ont été mis en évidence dans d'autres contextes biogéographiques (AUSTIN *et al.*, 1981; VABRE, 1986; TATONI *et al.*, 1994; COHEN & ALEXANDRE, 1997; FUHLENDORF & SMEINS, 1997). Les stations et les espèces qui ont des coordonnées négatives sur F2 sont représentatives de communautés caractérisant le début de la succession, indépendamment du niveau trophique de la pelouse. Au contraire, les stations et les espèces ayant des coordonnées positives sur F2 caractérisent les stades préforestiers de la succession.

Ces communautés sont en déséquilibre dynamique sur le plan agronomique, en raison de la modification plus ou moins récente d'un régime de perturbation auparavant constant (BALENT, 1991). Le second facteur est ainsi une expression de l'intensité et de la fréquence de la perturbation qui s'applique (ou s'appliquait) sur la pelouse, essentiellement du fait des pratiques agro-pastorales. La succession secondaire est ici interprétée en terme plus général de réponse à une perturbation (MC COOK, 1994).

L'évolution des pelouses après abandon conduit à une convergence physionomique et floristique, mais aussi fonctionnelle (stratégies compétitives des espèces colonisatrices préforestières), qui a des conséquences négatives sur la diversité spécifique (DUTOIT & ALARD, 1996a). À chaque stade de la succession post-pastorale dans le Vercors semble bien correspondre une stratégie dominante des espèces qui composent la communauté. Le rôle fonctionnel majeur que joue le pâturage dans les communautés herbacées des premiers stades d'une succession secondaire est souligné : la perturbation qu'il constitue est intégrée par l'écosystème pâturé (ALLEN & STARR, 1982; GIBSON *et al.*, 1987; MC NAUGHTON, 1994). S'opposant de manière régulière à la dynamique de compétition interspécifique au sein de la communauté, le pâturage des pelouses calcicoles oligotrophes permet la coexistence d'espèces de niveaux trophiques et de stades successionnels différents, notamment en multipliant les possibilités d'établissement et de régénération des espèces et des individus (VAN DER MAAREL & SYKES, 1993; WILLEMS *et al.*, 1993; THOMPSON *et al.*, 1996).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les différentes personnes qui ont apporté des critiques et des commentaires aux premières versions de ce travail : Jean-Paul PELTIER (Laboratoire de Biologie Alpine, Université de Grenoble I), Thierry DUTOIT (Université de Provence, Aix-Marseille I), Gérard BALENT (INRA Toulouse), Marianne COHEN (Université Paris 7), Daniel VALLAURI et André BORNARD (CEMAGREF Grenoble), ainsi qu'un lecteur anonyme. Cette recherche a été réalisée grâce au soutien financier de la DNP (Ministère de l'Environnement) et du Parc Naturel Régional du Vercors.

BIBLIOGRAPHIE

ALARD, D., BANCE, J.-F., FRILEUX, P.N., 1994.– Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape : consequences for biodiversity and wildlife conservation in central Normandy. *J. Env. Manag.*, 42 : 91-109.

ALLEN, T.F.H. & STARR, T.B., 1982.– *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press Ed., 310 p.

ASMODE, J.-F., 1992.– Conservation des pelouses sèches en France : une urgence historique. *Courrier de la Nature*, 136 : 29-34.

AUSTIN, M.P., WILLIAMS, O.B., BELBIN, L., 1981.– Grassland dynamics under sheep grazing in an Australian Mediterranean-type climate. *Vegetatio*, 47 : 201-211.

BALENT, G., 1987.– *Structure, fonctionnement et évolution d'un système pastoral. Le pâturage vu comme un facteur écologique piloté dans les Pyrénées Centrales*. Thèse, Rennes, 146 p.

BALENT, G., 1991.– Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands : the example of an old-field succession. *Options Méditerranéennes*, 15 : 73-81.

Source : MNHN

BALENT, G., DURU, M., GIBON, A., MAGDA, D. & THEAU J.-P. 1997.– *Les prairies permanentes de milieu océanique et de montagne humide : outils de diagnostic agro-écologique et guide pour leur utilisation.* INRA Editions : 51 p.

BARTHES, J.-P. & BORNAND, M., 1987.– Cartographie des sols en moyenne montagne calcaire sèche. In : *Agrométéorologie des régions de moyenne montagne*, INRA Ed. : 95-106.

BLACHE, J., 1931.– *Les massifs de la Grande Chartreuse et du Vercors. Etude géographique, Tome II : Géographie humaine.* - Laffitte reprints, Marseille : 514 p.

BLONDE, J.-L. & BRUCKERT, S., 1989.– Corrélation entre flux hydrique, pluviométrie, enracinement des prairies et importance du stock humique des sols calcimagnésiques des plateaux jurassiens (France)- *Pédologie*, 39 (3) : 249-259.

BOBBINK, R., BIK, L. & WILLEMS, J.H., 1988.– Effects of nitrogen fertilization on vegetation structure and dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. In chalk grassland. *Acta Bot. Neerl.*, 37 (2) : 231-242.

BONFILS, P. & ROMANE, F., 1990.– Présentation des écosystèmes : garrigues, landes et maquis. *Forêt méditerranéenne*, 12 (4) : 516-523.

BONHAM, C.D., COTTRELL, T.R. & MITCHELL, J.E., 1991.– Inferences for life history strategies of *Artemisia tridentata* subspecies. *J. Veg. Sci.*, 2 : 339-344.

BORNARD, A. & DUBOST, M., 1992.– Diagnostic agro-écologique de la végétation des alpages laitiers des Alpes du Nord humides : établissement et utilisation d'une typologie simplifiée. *Agronomie*, 12 : 581-599.

BOTTNER, P., 1971.– *La pédogénèse sur roches-mères calcaires dans une séquence bioclimatique méditerranéo-alpine du Sud de la France*. Thèse d'Etat, Montpellier, 271 p.

BOULLET, V., 1989.– Organisations et dynamiques structurales des anciens parcours pastoraux en milieux calcicoles atlantiques. *Coll. Phyto.*, 16 : 157-193.

BROYER, J. & PRUDHOMME, J., 1995.– Incidence de la fertilisation sur la diversité floristique des prairies de fauche inondables dans le Val de Saône. *Ecologie*, 26 (1) : 45-58.

BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., RUHLING, A. & TYLER G., 1997.– Regional differences in floristic change in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *J. Veg. Sci.*, 8 : 329-336.

CASWELL, H. & COHEN, J.E., 1991.– Communities in patchy environments : a model of disturbance, competition, and heterogeneity. *In* : KOLASA J., PICKETT, S.T.A. (Eds). *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag, New York : 97-122.

COHEN, M. & ALEXANDRE, F., 1997.– Embroussaillement, pratiques et représentations sociales : une recherche de corrélations. L'exemple des territoires de Rieisse et Rouveret (causse Méjean, Lozère). *Natures Sciences Sociétés*, 5 (1) : 31-44.

COPPEL, B. & ETIENNE, M., 1992.– Production prairiale dans les Préalpes : les pelouses à *Bromus erectus*. *Fourrages*, 131 : 271-282.

COTTRELL, T.R., 1996.– Use of plant stategy ordination, DCA and ANOVA to elucidate relationships among habitats of *Salix planifolia* and *Salix monticola*. *J. Veg. Sci.*, 7 : 237-246.

DAGET, P., 1996.– Mesurer le recouvrement des ligneux dans les végétations ouvertes des pâturages. *Revue Elev. Med. vét. Pays trop.*, 49 (1) : 76-78.

DAGET, P. & POISSONET, J., 1995.– Méthodes d'étude de la végétation des pâturages. *In* : DAGET, P. & GODRON M. (Eds). *Pastoralisme. Troupeaux, espaces et sociétés*. Hatier - AUPELF/UREF : 87-100.

DELCROS, P., 1993.– *Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne.* Thèse de Biologie, Grenoble I : 263 p.

DELPECH, R., 1993.– Deux clés essentielles pour la gestion raisonnée des prairies permanentes : typologie des peuplements et bioindicateurs. *Fourrages*, 133 : 3-21.

DURING, H.J. & WILLEMS, J.H., 1984.– Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio*, 57 : 103-114.

DURU M., 1992.– Diagnostic de la nutrition minérale de prairies permanentes au printemps. I-Etablissement de références. *Agronomie*, 12 : 219-233.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1996a.– The use of functional groups to predict the impact of conservation management on the vegetation of chalk grasslands. – In : DUTOIT, T. *Dynamique et gestion des pelouses calcicoles de Haute-Normandie*. Presses Universitaires de Rouen : 111-126.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1996b.– Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (*Brometalia erecti* Br. Bl.1936) : analyse bibliographique. *Ecologie*, 27 (1) : 5-34.

d'ÉPENOUX, F., 1992.– *Relations milieu-production : application au pin noir d'Autriche dans les Alpes externes méridionales.* Thèse de Biologie, Grenoble I : 226 p.

FABRE, B. & SOULA, F., 1991.– *Diversité des systèmes de production des zones difficiles du Vercors et application de l'article 19.* ISARA, Lyon : 53 p.

FAERBER, J., 1995.– *Le feu contre la friche. Dynamiques des milieux, maîtrise du feu et gestion de l'environnement dans les Pyrénées centrales et occidentales.* Thèse de géographie, Toulouse, 363 p.

FILY, M., 1990.– *Succession post-culturale et pression de pâturage dans les Pyrénées Centrales : étude à l'échelle de l'écosystème, de la communauté et d'une population de Dactylis glomerata L. prise comme modèle.* Thèse d'écologie végétale, Toulouse, 145 p.

FUHLENDORF, S.D. & SMEINS F.E., 1997.– Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus* savanna. *J. Veg. Sci.*, 8 : 819-828.

GARDE, L., 1990.– *Ressources pastorales en Haute-Provence et modélisation de la relation végétation-troupeau.* Thèse, Université Aix-Marseille III, 172 p.

GAULTIER, C., 1989.– *Relations entre pelouses eurosibériennes (Festuco-Brometea) et groupements méditerranéens (Ononido-Rosmarinetea). Etude régionale (Diois) et synthèse sur le pourtour méditerranéen Nord-Occidental.* Thèse d'Etat, Orsay, 230 p.+ann.

GIBSON, C.W.D, DAWKINS, H.C., BROWN, V.K. & JEPSEN, M., 1987.– Spring grazing by sheep : effects on seasonal changes during early old-field succession. *Vegetatio*, 70 : 33-43.

GIRARD, M.C. & BAIZE, D., 1992.– Solums carbonatés et saturés. *In* : A.F.E.S. (Ed)- *Référentiel pédologique. Principaux sols d'Europe*. INRA Éditions : 99-108.

GREEN, B.H., 1990.– Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands : a review of historical change and assesment of future prospects. *Grass and Forage Science*, 45 : 365-372.

GRIME, J.-P., HODGSON, J.G. & HUNT, R., 1988.– *Comparative plant ecology : a functional approach to common british species.* London, Unwin Hyman, 742 p.

GUEUGNOT, J., COQUILLARD, P., MICHELIN, Y. & JOUGLA, P., 1993.– Agro-écologie des landes et herbages de l'étage montagnard du massif du Sancy (Massif Central, France). *Bull. Ecol.*, 24 : 151-166.

HACKER, R.B., 1983.– Use of reciprocal averaging ordination for the study of range condition gradients. *J. Range Manage.*, 36 (1) : 25-29.

Source : MNHN

HUBERT, D. & GRANDJANNY, M., 1989.– Pour une gestion écologique des pelouses pâturées caussenardes. *Annales du PNC*, 4 : 191-229.

JACQUET, P., 1995.– *Une répartition des orchidées sauvages de France*. Société Française d'Orchidophilie, Paris, 3e éd. : 100 p.

JAUNEAU, J.-C. & CHEDIN, S., 1990.– Le Vercors en friche ? et alors ?- *Revue de Géographie Alpine*, 78 (4) : 31-41.

JAUNEAU, J.-C., BUISSON, M., FABRE, B. & FORTIER, A., 1993.– *Suivi scientifique du programme expérimental agriculture-environnement dans le Vercors*. Parc Naturel Régional du Vercors : 92 p.

KENT, M. & COKER, P., 1992.– *Vegetation description and analysis, a practical approach*. CRC Press/Belhaven Press, London, 363 p.

KORNER, C., 1994.– Scaling from species to vegetation : the usefulness of functional groups. In : SCHULZE E.D., MOONEY H.A., (Eds). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg : 117-140.

LEBART, J., MORINEAU, A. & PIRON, M., 1995.– *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris : 439 p.

Mc COOK, L.J., 1994.– Understanding ecological community succession : causal models and theories, a review. *Vegetatio*, 110 : 115-147.

Mc NAUGHTON, S.J., 1994.– Biodiversity and function of grazing ecosystems. In : SCHULZE E.D., MOONEY H.A. (Eds). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg : 361-383.

MEYZENQ, C., 1984.– *Hautes-Alpes, Ubaye, Haut-Drac, Préalpes Drômoises : pays de transition entre Alpes du Nord et Alpes du sud*. Ophrys, Gap : 954 p.

MONTARD, F.X. (De) & GACHON, L., 1978.– Contribution à l'étude de l'écologie et de la productivité des pâturages d'altitude des Monts Dore. I-Application de l'AFC à l'analyse de la végétation. *Ann. Agron.*, 29 (3) : 277-310.

MULLER, S., 1996.– Déterminisme et évolution de la biodiversité dans les écosystèmes prairiaux. Exposé introductif au colloque "Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux", *Acta bot. Gallica*, 143 (4/5) : 233-238.

ORTH, D. & GIRARD, C. M., 1996.– Espèces dominantes et biodiversité : relation avec les conditions édaphiques et les pratiques agricoles pour les prairies des marais du Cotentin. *Ecologie*, 27 (3) : 171-189.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris : 330 p.

PICKETT, S.T.A., 1980.– Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torrey Bot. Club*, 107 : 238-248.

PRODON, R., 1988.– *Dynamique des systèmes avifaune-végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses*. Thèse, Paris 6, 323 p + annexes.

PRODON, R. & LEBRETON, J.-D., 1981.– Breeding avifauna of a mediterranean succession : the holm oak series in the Eastern Pyrénées. I-Analysis and modelling of the structure gradient. *Oïkos*, 37 : 21-38.

PRODON, R. & LEBRETON, J.-D., 1994.– Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44 : 69-91.

RODRIGUEZ, M.A., BROWN, V.K. & GOMEZ-SAL, A., 1995.– The vertical distribution of below-ground biomass in grassland communities in relation to grazing regime and habitats characteristics. *J. Veg. Sci.*, 6 : 63-72.

ROYER, J.-M., 1987.– *Les pelouses des Festuco-Brometea. D'un exemple régional à une vision eurosibérienne : étude phytosociologique et phytogéographique*. Thèse d'Etat, Besançon, 424 p.

SCHLAEPFER, F., 1997.– Influence of management on cover and seed production of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in calcareous grasslands. *Bull. of the Geobotanical Institute*, 63 : 3-10.

SOLBRIG, O.T., 1994.– Plant traits and adaptative strategies : their role in ecosystem function. In : SCHULZE E.D., MOONEY H.A., Eds)-*Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg : 97-116.

TATONI, T., MAGNIN, F., BONIN, G. & VAUDOUR, J., 1994.– Secondary succession on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. I-Vegetation and soil. *Acta Oecologica*, 15 (4) : 431-447.

TATONI, T. & ROCHE, P., 1994.– Comparison of old field and forest regeneration dynamics in Provence. *J. Veg. Sci.*, 5 : 295-302.

TER BRAAK, C.J.F. & PRENTICE, I.C., 1988.– A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18 : 271-317.

THOMPSON, K., HILLIER, S.H., GRIME, J.-P., BOSSARD, C.C. & BAND, S.R., 1996.– A functional analysis of a limestone grassland community. *J. Veg. Sci.*, 7 : 371-380.

TILMAN, D., 1994.– Community diversity and succession : the roles of competition, dispersal and habitat modification. In : SCHULZE E.D., MOONEY H.A., Eds)-*Biodiversity and ecosystem function*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg : 327-344.

VABRE, J., 1986.– Le Brachypode dans l'enfrichement des soulanes de l'Ariège (Pyrénées Centrales). *Revue géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest*, 57 (3) : 325-342.

VAN DER MAAREL, E. & SYKES, M.T., 1993.– Small-scale plant species turnover in a limestone grassland : the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.*, 4 : 179-188.

VIDAL, P., 1982.– *Les pelouses de la Drôme. Caractéristiques floristiques. Relations avec les facteurs géopédologiques et physiographiques. Essai de zonage en vue de leur aménagement*. Thèse, Aix-Marseille, 78 p.+ann.

WILLEMS, J.H., PEET, R. & BIK, L., 1993.– Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *J. Veg. Sci*, 4 : 203-212.

WILLEMS, J.H. & VAN NIEUWSTADT, M.G.L., 1996.– Long-term effects of fertilization on above-ground phytomass and species diversity in calcareous grassland. *J. Veg. Sci*, 7 : 177-184.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Floristic composition of calcareous grasslands and shrublands of the Vercors prealpine massif (Rhône-Alpes, France) has been studied with the intention of modelling species turnover versus the main agro-ecological gradients. The flora is very rich, with more than 400 species occurring in these grasslands, and some of them are very rare (e.g. *Ophrys drumana*, a Southern Prealps endemic orchid, legally protected at the national level).

Dynamics and organization of grazed ecosystems depend both on habitat conditions (i.e. stress) and agricultural management (i.e. disturbance) (GRIME *et al.*, 1988; RODRIGUEZ *et al.*, 1995). A change in grazing pressure modifies the competition interactions between species during post-cultural secondary succession (BALENT, 1991, TILMAN, 1994). Trophic and grazing intensity gradients have then been considered as the main factors in the study area, and have been sampled with 92 vegetation quadrats covering 25 municipalities of the Vercors Regional Park (FIG. 1).

Correspondance Analysis (CA) shows that the main gradients of organization are trophic level and shrub dynamics (FIG. 2 & 3). This is confirmed by the correlations obtained between quadrats scores and independent variables. On Axis 1 (FIG. 4), floristic ordination of the plots is correlated with productivity measurement (i.e. logarithm of

Source : MNHN

above-ground phytomass) (r = 0,83). Logarithm of moisture level is less correlated with axis 1 quadrat ordination (r = 0,76). Thus, it is assumed that moisture conditions are less determinant than trophic ones for the main floristic gradient. The index of pastoral value shows polynomial relation with Axis 1 (FIG. 5, r = 0,85), as well as N, P, and K indices (FIG. 6 & 7).

On Axis 2 (FIG. 8), the best correlation is obtained with shrub dynamics measurement (i.e. logarithm of percentage cover of shrub layers) (r = 0,79). Logarithm of percentage cover of *Brachypodium pinnatum* has the same distribution than shrub cover on axis 1 (r = 0,77). However, it is important to verify that the arch effect shown by CA ordinations on axes 1 and 2 is not a mathematical artefact, and may have ecological significance (PRODON & LEBRETON, 1994). This is shown by the distribution of percentage cover of *Brachypodium pinnatum*, which has a parabolic trend along axis 1 (FIG. 9, r = 0,72).

A classification of quadrats is carried out with cluster analysis of quadrats scores on the first four axes of CA. This procedure, which is called complementary analysis, allows to perform both ordination and classification on the same data (KENT & COKER, 1992, LEBART *et al.*, 1995).

Twelve agro-ecological classes of calcareous grasslands are described for the study site, with percentage cover of dominant species for each class (FIG. 10 and TAB. II). These classes depend both on habitat conditions, shrub dynamics and range management.

Xeric oligotrophic pastures with *Bromus erectus*, *Festuca glauca* or *F. ovina* and *Anthyllis vulneraria* occur on urgonian calcareous bedstone with low levels of shrub encroachment by *Buxus sempervirens* and *Genista cinerea* (classes A to D). These grasslands are related to semi-extensive grazing management, with regular mowing or mechanical shrub-clearing. Most of them are established on the karstic plateau at higher elevations in the study area (700 to 1 300 m).

Mesoxeric and mesic oligotrophic pastures with *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media* and *Carex flacca* occur mostly on mixed marl-calcareous bedstone, on the slopes of the massif and often at lower elevations (300 to 1 000 m) (classes E to H). They show high levels of shrub encroachment, with *Juniperus communis, Pinus sylvestris, Quercus pubescens,* and *Genista cinerea* in the southern parts of the massif, in accordance with extensive grazing management and sometimes abandonment. In some case, prescribed burning is used for management, and led to a strong dominance of *Brachypodium pinnatum*, as it is verified elsewhere, e.g. in the French Pyrénées (FAERBER, 1995) or in Switzerland (SCHLAEPFER, 1997).

Mesotrophic pastures are related to semi-intensive grazing management, in which dominant species are forage grasses such as *Dactylis glomerata, Festuca rubra, F. arundinacea, Poa pratensis, Lolium perenne*, co-occurring with *Bromus erectus* (classes I to L). Dominant shrub species are *Rosa canina, Crataegus monogyna, Rubus fruticosus* or *Prunus spinosa*, with low levels of shrub encroachment. According to the fact that these grasslands are more dependent on grazing management than habitat conditions, they are found at various elevations, but mainly on colluvial soils.

A classification of species in 10 agro-ecological classes is performed by the same procedure than quadrat classification (FIG. 11). Finally, the evolution of functional groups of species along the main gradients is approached with life strategies and life forms (KÖRNER, 1994, TATONI & ROCHE, 1994). Patterns of strategies along trophic and successional gradients show that species occurring in grasslands with high level of stress (i.e. trophic level) and moderate level of disturbance (i.e. management intensity) are mainly stress-tolerant or stress-ruderal (FIG. 12, classes I to III). Species occurring in habitats with intermediate levels of stress and low levels of disturbance are mainly stress-competitive (classes IV and V). Those which occur in habitats with low levels of stress and high levels of disturbance are competitive, competitive-ruderal or CSR (classes VIII to X).

Thus, these results suggest that Axis 1st may be considered as stress level, and Axis 2 as disturbance level for the studied grasslands. Then, it is possible to predict species turnover along stress and disturbance gradients, which are controlled by agricultural management (grazing and mechanical cutting), for every kind of grassland habitat.

The functional role of grazing in herbaceous communities has been pointed out as determinant for long-term evolution and conservation of calcareous grasslands (DURING & WILLEMS, 1984; WILLEMS *et al.*, 1993, DUTOIT & ALARD, 1996b). Grazing disturbance is considered as integrated by such grassland ecosystems (ALLEN & STARR, 1982, MC NAUGHTON, 1994), and plays a functional role by providing opportunities for establishment and maintenance of species with different nutrient and light requirements (THOMPSON *et al.*, 1996, WILLEMS & VAN NIEUWSTADT, 1996).

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (3) 1998 : 459-466

DYNAMICS OF HOLM OAK (*QUERCUS ILEX* L.) LITTER DECOMPOSITION IN ISOLATED HABITATS, IN GRAPE-GROWING ECOSYSTEMS*

Jérôme ORGEAS[1], Christine BALLINI[2] & Nicole POINSOT-BALAGUER[2]

[1]*TERC, CSIRO, Division of Wildlife & Ecology, McMillans Road, Berrimah PMB 44, Winnelie, NT 0821 Darwin, Australia.*

[2]*Laboratoire de Biosystématique et Écologie Méditerranéenne - URA 1152, Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérome, 13397 Marseille cedex 20, France (Christine.Ballini@VMESA12.U-3MRS.fr)*

SUMMARY
(original paper)

The losses of litter mass of Quercus ilex *L. were examined in isolated sites of grape-growing ecosystems in Southeastern France. The aim of this study is to compare and modeling litter mass loss in different conditions. The best model for describing litter decomposition was a quadratic regression (At2+Bt+C). Comparisons with other datas on mediterranean areas were made. The changes in litter mass loss with time showed that the influential factors are the area, the slope and the vegetation structure of the plots. The isolated sites with larger areas lost more litter mass owing to a good biological activity. This phenomenon is in addition to the slope effect, which stirs up the mass loss by leaching.*

KEY WORDS: Litter decomposition - Decay models - *Quercus ilex* - Provence - Isolated habitat - Agro ecosystem.

RÉSUMÉ
(travail original)

*DYNAMIQUE DE LA DÉCOMPOSITION DE LA LITIERE DE CHENE VERT (*QUERCUS ILEX *L.) DANS DES ILOTS DE VÉGÉTATION AU SEIN D'UN AGROSYSTEME VITICOLE.*
*Les pertes de masse de la litière de chêne vert (*Quercus ilex *L.) ont été étudiées dans quelques habitats isolés au sein des agrosystèmes viticoles du Sud-Est de la France. Le but de ce travail est de comparer et de modéliser la dégradation de la litière dans différentes conditions. Le meilleur modèle mathématique de description de la décomposition de la litière de cet écosystème est la régression de type quadratique (At2+Bt+C). Des comparaisons ont été faites avec d'autres données sur des zones méditerranéennes. Les variations temporelles de la perte de masse ont montré que les facteurs les plus influants sont la surface, la pente et la structure de la végétation des sites d'étude. Les litières des habitats isolés à large surface ont des pertes de masse plus importantes induites par une meilleure activité biologique. Ce phénomène s'additionne à l'effet de la pente dont l'action favorise la perte de masse par lessivage.*

MOTS CLÉS : Décomposition de litière - Modèle de dégradation - Chêne vert - *Quercus ilex* - Provence - Habitat isolé - Agro écosystème.

INTRODUCTION

The rate of litter decomposition depends on biological and non-biological conditions, especially the chemical composition of the plant species that produce the litter, (RAPP, 1967; ANDERSON, 1973; MELILLO *et al.*, 1982; HERLITZIUS, 1983; GALLARDO & MERINO, 1993), biological activity (SEASTEDT & CROSSLEY, 1981) and climate, which directly influence the breakdown of the litter. That is the reason why this study attempts to compare and model litter mass loss in different ecological conditions. Holm oak litter decomposition has been compared to other data in mediterranean area (other sites, species and ecological conditions). In this case, modelling is a great mean firstly to appreciate litter decomposition in study sites and in other mediterranean sites, and secondly to predict decay efficiency.

* Manuscrit reçu le 22 juillet 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 2 mars 1998.

Source : MNHN

There is a maximal input of leaves to the soil during spring and autumn in the holm oak areas in the south of France (BILLES *et al.*, 1975). Leaf decomposition is slow, taking three years to fully decompose fallen litter (RAPP, 1969; GALLARDO & MERINO, 1993), because of the toughness of the leaves that have a high tannin concentration. This substance is toxic for the mesofauna and some decomposers (POINSOT-BALAGUER *et al.*, 1993), and reduce the mineralization of the leaves (BECK *et al.*, 1969 *in* LEMEE & BICHAUT, 1973).

Dryness slows biological processes, and hence the mass loss of litter, while rain increases it, by the acceleration of the biological activity and leaching of substances from litter (VARDAVAKIS, 1988). An extra factor that could influence decomposition is the slope of sites which speed up mass loss by accelerating the leaching from litter (GLOAGUEN *et al.*, 1980).

The enzymes of microorganisms present in all stages of decomposition, even on the fresh leaves on trees (PERISSOL *et al.*, 1993), must slowly degrade tannic compounds before animals can begin to breakdown the leaves (RACON *et al.*, 1988).

In the occidental part of the Var department (Southeastern France), the anthropogenic pressure on the forest habitats is due mainly to the expansion of suburban areas of towns, road building, undergrowth clearing, and agricultural practices (market gardening and grape-growing).

The vineyards have divided up or even destroyed the local forest, and the forest area considerably reduced. Moreover, forest suffers from the disturbances made by viticulture: herbicides, pesticides, chemical fertilizers and introduction of non-forest species. These incursions have resulted in isolated forests (vegetation islets), survivors of a previous clearcutting, which have survived only because topography prevented vineyards being set up (steep slope, ditches, ridges, parcel limits...). This study examines the impact of isolated habitats with different environmental conditions (considered as insular ecosystems) on the decomposition of holm oak litter.

METHODS

The study was carried out on silicious type soil used for grape production since 1950 or earlier, in the west part of the Maures mountains (6°6' E; 43°1' N; 0-700 m above sea level). The criteria used to choose the experimental isolated plots were immediate proximity to vineyards, varying size of sites, presence of holm oak in all sites, presence of a control parcel near the islets (a large area of holm oak forest), short distance between sites (less than 1 km in order to keep the same climatic conditions and soil type). Five parcels of land were chosen (TAB. I). Parcels 3 and C (the control) were the steepest, largest and had a most forest type structure. Figure 1 gives the rainfall ocurring during the experimental period. The data are provided by a meteorological station 3 km from the study area.

TABLEAU I.– Description of study sites. *Description des sites d'étude.*

	PARCEL 1	PARCEL 2	PARCEL 3
Area (m^2)	1200	1300	19600
Length (m)	120	370	490
Width (m)	10	3,5	40
Slope (%)	0-10	0-10	30
Topography	Hedge between a path and a vineyard	Linear hedge flanked by two vineyards	Wide, sloping hedge in the middle of cultivated vineyards, South-East facing
Canopy (%)	60	20	80
Type of vegetation	*Quercus ilex* mixed with *Quercus pubescens*	*Q. ilex* with *Calycotome spinosa*	*Q. ilex* and *Quercus suber*. Undergrowth with *Ruscus aculeatus*
Other human activities	Clearcutting on the third of the length		
	PARCEL 4		**PARCEL C**
Area (m^2)	4050		94500
Length (m)	90		900
Width (m)	45		105
Slope (%)	0-10		20
Topography	Triangular islet near a house		Big, sloping forest stand North facing
Canopy (%)	70		90
Type of vegetation	*Q. ilex, Pinus halepensis, Q. suber* and *Q. pubescens*		*Q. ilex* in majority Undergrowth with *R. aculeatus*
Other human activities	Trampling		

Source : MNHN

The decomposition of holm oak litter (*Quercus ilex* L.) was studied by the litterbag method. Leaf litter was prepared by washing and drying fresh fallen leaves (for 24 h at 50°C) collected in May, on the ground of the control parcel. 5 g of leaves was then placed in a nylon bag with a surface area of one dm^2 and mesh of 5 mm. The bags were placed on June 1991 (time 0) on top of the original litter in the middle of each islet, under three holm oaks. Sampling took place every 50 days (apart from the first and last) during one year, and six bags were collected each time for each sites (6 samplings for the experiment period). After sampling, the bags were rinsed with 200 ml of water) and dried for 24 h at 50°C. The litterbag content was weighed immediately after drying to the nearest 1/100 g. The Wilcoxon-Mann-Whitney test was used to compare the paired mass values remaining from the four sites and the control site at each sampling date. Each test was made with two series of 6 litter mass values.

The breakdown rate of the litter was analysed by 5 different models. The curves described by the change in the remaining mass were analysed using the following 5 mathematic models:

$y = y_0 e^{-kt}$	Model 1 (exponential)
$y = (At + B)/(t + C)$	Model 2 (rational)
$y = A + B \exp^{(kt)}$	Model 3 (asymptotic)
$y = A/(1 + B \exp^{(kt)})$	Model 4 (logistic)
$y = At^2 + Bt + C$	Model 5 (polynomial)

Legend: y = percentage of remaining mass; y_0 = percentage of initial litter mass; t = time in years; k = constant of annual decomposition (OLSON & CROSSLEY, 1973); A, B and C = equation coefficients.

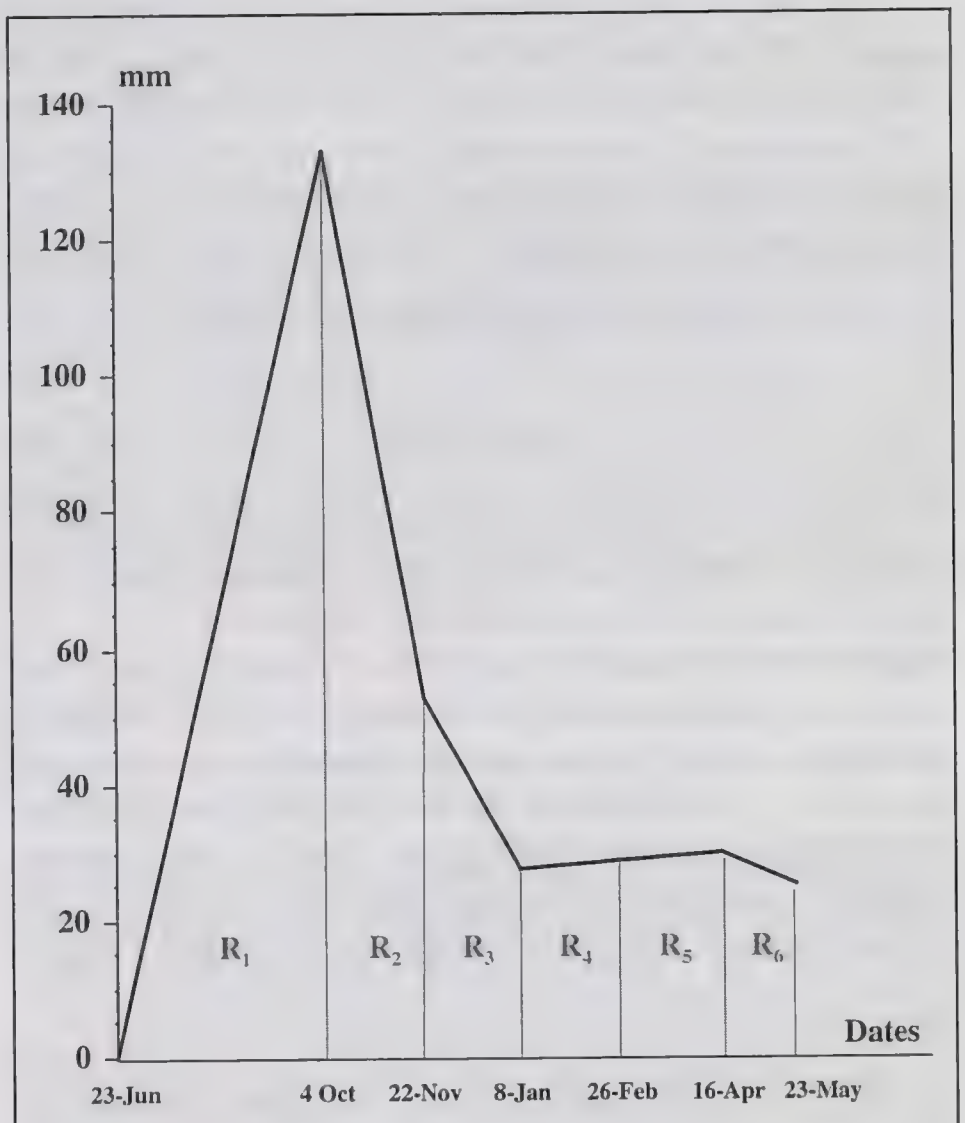


FIG. 1.– Rainfall (R) in mm in 1991 and 1992. For each sampling period, the accumulated amount of precipitation is given. For example, the area (R1) of section 1 (between 23 jun and 4 oct) corresponds to rain quantity during this period.

Précipitations cumulées (R) entre chaque prélèvement de sac de litière. Par exemple, la surface (R1) de la section 1 (entre le 23 juin et le 4 oct) correspond à la quantité de pluie (en mm) tombée durant cette période.

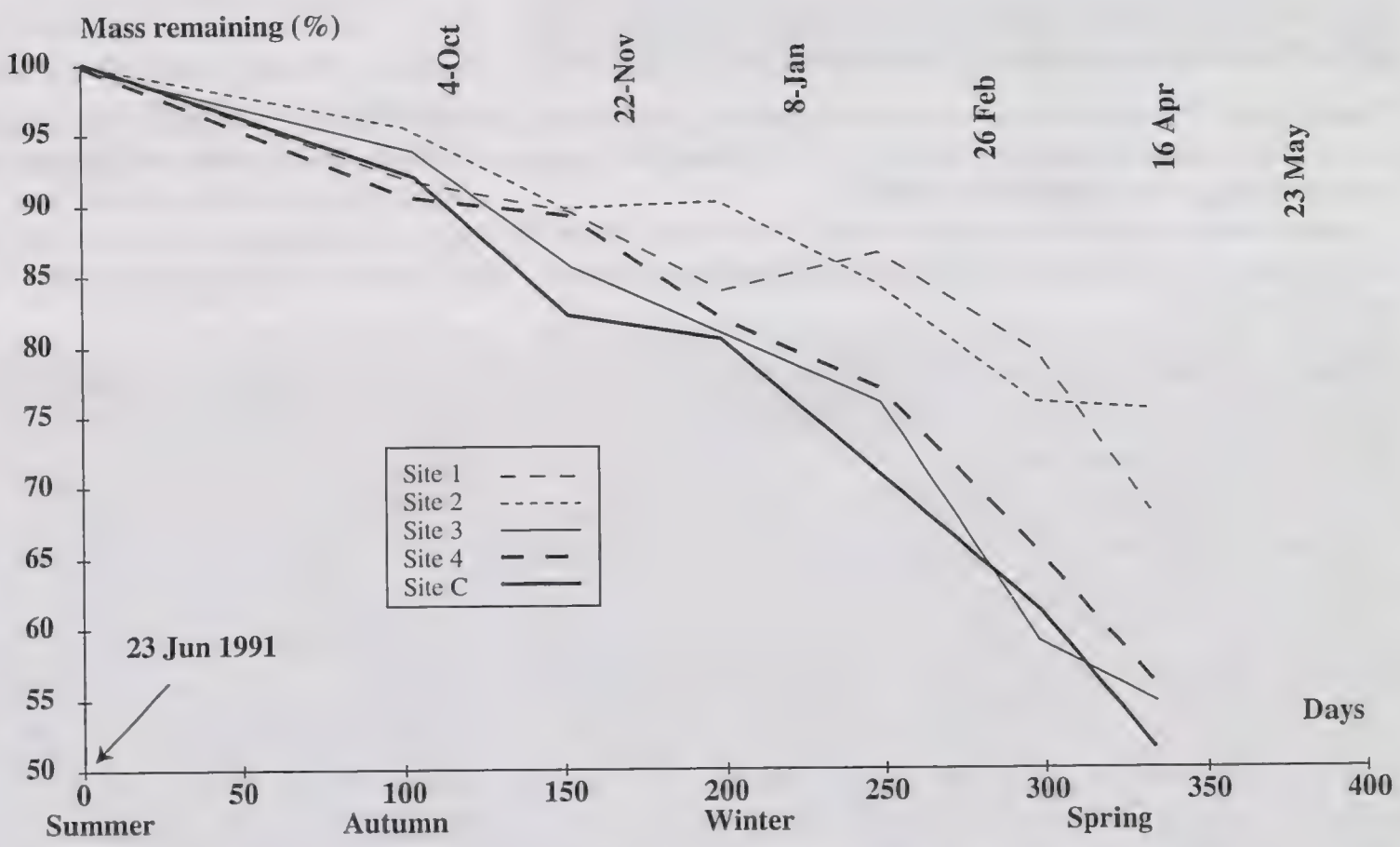


FIG. 2.– Remaining mass of leaf litter enclosed in litter bags, expressed as a percentage of the initial mass in the four sites and control site.

Variations de la masse des sacs de litière exprimée en pourcentage de masse restante dans les quatre sites et le site témoin.

Source : MNHN

The best model (differences between theorical model and experiment data series must be the smallest) will be used to calculate the quarter-life time ($t_{1/4}$ is the time required to lose 25% of the mass). The variability in the mass loss among litter bags is an other aspect of the decomposition process, described by the coefficient of variation: C.V. = (100 s/χ) s = Standard deviation and χ = Mean mass of litter.

RESULTS

Figure 2 and table II, show that mass loss was low on all the plots after almost 4 months of decomposition (103 days), in spite of the high rainfall in September (FIG. 1): the highest loss amounted to only 10% at site 4. A higher mass loss was then observed, particularly at sites 3, 4 and C where the decomposition rate (k) increased regularly with time (FIG. 3; Table III for the WILCOXON-MANN-WHITNEY test). The sites were therefore divided into two groups: group n°l included the smaller sites 1 and 2, and group n° 2 contained sites C, 3 and 4. The groups are statistically separated between 199th and 248th days of the experimental period (TAB. III). There was no significant difference in the overall mass loss of the two pools until day 248. Sites 3, 4 and C changed in the same way all times (3 = 4 = C), as did sites 1 and 2 (1 = 2). But plots 1 and 2 had significantly more remaining mass than plots 3, 4 and C from day 248 onwards (1 > 3; 1 > 4; 1 > C; 2 > 3; 2 > 4; 2 > C).

TABLEAU II.– Mean ± standard deviation (6 replicates) of remaining mass (%) in each sites.

Moyenne ± écart-type (des 6 répétitions) du pourcentage de masse restante au sein de chaque site.

	SITES				
DAYS	1	2	3	4	C
103	91,9 ± 3,8	95,5 ± 9,2	93,7 ± 5,1	90,6 ± 5,2	92,2 ± 4,0
152	89,6 ± 2,4	89,5 ± 2,7	85,5 ± 5,3	89 ± 5,7	82,2 ± 1,2
199	83,8 ± 4,7	90,1 ± 7,6	81,1 ± 2,9	82,2 ± 4,9	80,6 ± 4,5
248	86,5 ± 3,1	84,4 ± 5,0	75,9 ± 4,0	76,8 ± 7,5	71,9 ± 9,6
298	79,2 ± 4,3	76,1 ± 4,5	59,0 ± 5,5	64,6 ± 8,3	61,3 ± 6,0
334	68,1 ± 7,3	75,3 ± 4,5	54,8 ± 8,1	56,3 ± 8,3	51,4 ± 3,8

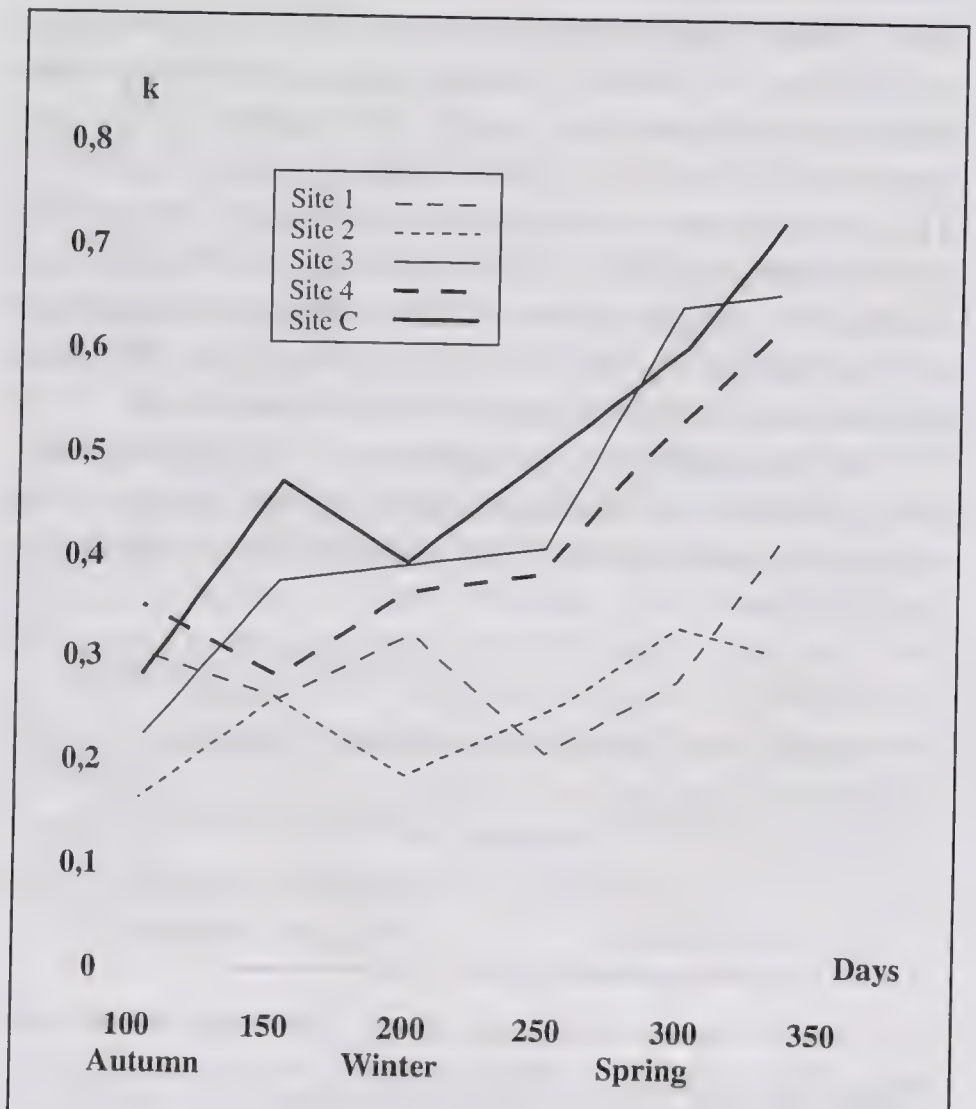


FIG. 3.– Change in decomposition constant (k) with time (days).
Variations du coefficient k de dégradation en fonction du temps.

TABLEAU III.– Two by two comparison of the sites by the WILCOXON-MANN-WHITNEY U-test. H_0: "The remaining masses of control site (C) were equal to those of the tested plots" H_1: "The remaining masses of control site (C) were smaller than those of the tested plots" H_0 is rejected if $P(U_{obs}) \leq$ Risk at 5% (P = 0,05).
Comparaison des sites deux à deux par le test U de WILCOXON-MANN-WHITNEY. Hypothèse H_0: "La masse restante du témoin (C) est égale à celle des sites testés" Hypothèse H_1: "La masse restante du témoin (C) est plus petite que celle des sites testés" H_0 est rejetée si $P(U_{0bs}) \leq$ Risque de 5% (P = 0,05)

DAYS	C/1	C/2	1/3	1/4	2/3	2/4	1/2	3/4	C/3	C/4
103	C = 1	C = 2	1 = 3	1 = 4	2 = 3	2 = 4	1 = 2	3 = 4	C = 3	C = 4
152	C < 1 p = 0,0039	C < 2 p = 0,0039	1 = 3	1 = 4	2 = 3	2 = 4	1 = 2	3 = 4	C = 3	C < 4 p = 0,0446
199	C = 1	C < 2 p = 0,0374	1 = 3	1 = 4	3 < 2 p = 0,037	2 = 4	1 = 2	3 = 4	C = 3	C = 4
248	C < 1 p = 0,0039	C < 2 p = 0,0065	3 < 1 p = 0,0039	4 < 1 p = 0,0103	3 < 2 p = 0,0163	4 < 2 p = 0,037	1 = 2	3 = 4	C = 3	C = 4
298	C < 1 p = 0,0039	C < 2 p = 0,0039	3 < 1 p = 0,0039	4 < 1 p = 0,0104	3 < 2 p = 0,0039	4 < 2 p = 0,0303	1 = 2	3 = 4	C = 3	C = 4
334	C < 1 p = 0,0106	C < 2 p = 0,0143	3 < 1 p = 0,0247	4 < 1 p = 0,025	3 < 2 p = 0,0103	4 < 2 p = 0,0105	1 = 2	3 = 4	C = 3	C = 4

Source : MNHN

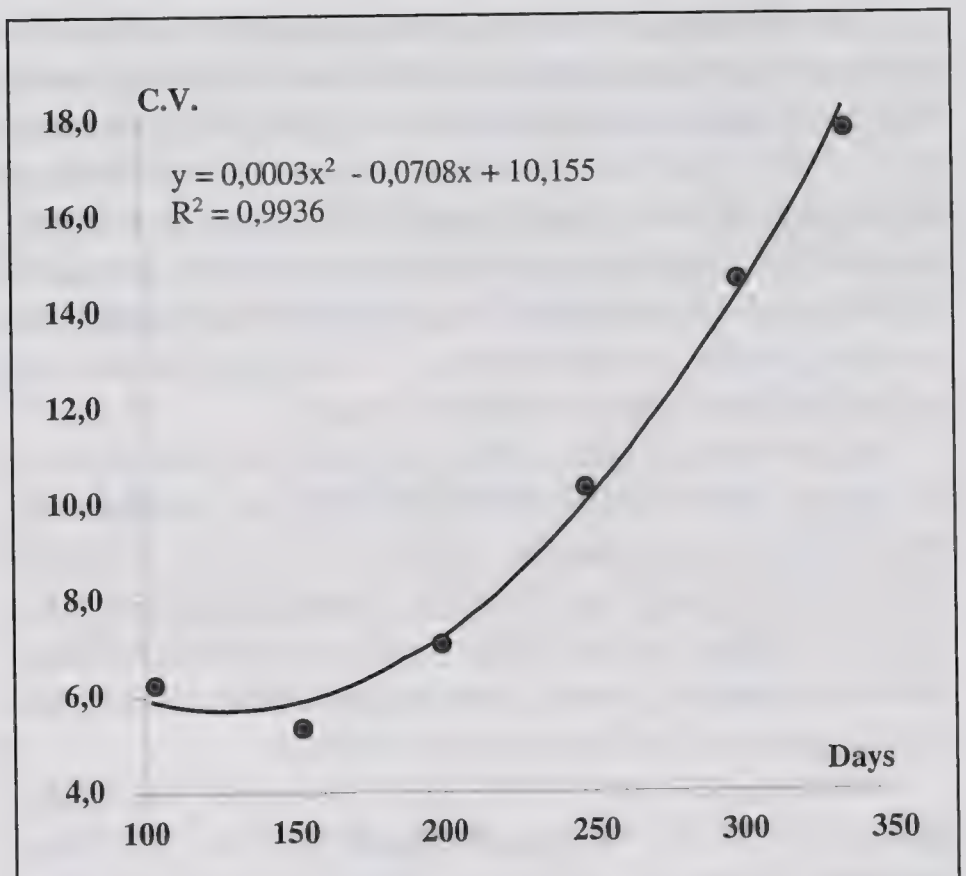


FIG. 4.– Change in mass loss for the individual bags for all parcels with time (days). Variability of mass loss expressed by the variation coefficient: C.V. = (l00 x Standard deviation) / mean.

Variations de la masse individuelle des sacs de litière pour toutes les parcelles en fonction du temps (jours). La variabilité des mesures de perte de masse est exprimée par le coefficient de variation : C.V. = (l00 x écart-type) / moyenne.

TABLEAU IV.– The standard deviation residues of each model.

Valeurs des écarts-types des résidus pour chaque modèle mathématique.

	Sites					Mean
	1	2	3	4	C	
Model 1	3,45	2,379	5,198	4,666	4,692	4,077
Model 2	3,243	2,324	4,594	4,208	3,627	3,599
Model 3	3,297	2,175	4,225	3,825	3,647	3,434
Model 4	3,67	2,67	6,235	5,517	5,789	4,776
Model 5	3,793	2,056	2,603	1,961	2,203	2,523

TABLEAU V.– Quarter life time and correlation coefficient values of variables for the quadratic model (model 5).

Valeurs des temps de quart de vie et des coefficient de corrélation des variables pour le modèle quadratique (modèle 5).

Sites time (t1/4)	Quater-life coefficient (r)	Correlation
1	308	0,952
2	329	0,984
3	234	0,992
4	244	0,995
C	222	0,994

Site C tended to differ from site 2 after day 152 (site C has the greatest mass loss and the largest area in contrast to site 2, which was the smallest). The sites with large area, steep slope and dense undergrowth (sites 3, 4 and C) had the greatest mass loss suggesting a greatest biological activity. However, at site 4, decomposition was slightly less compared to sites 3 and C.

The coefficient of variation of the remaining masses from each sample event, for all the sites, used to compare the variability of the mass loss between the five plots (FIG. 4), increased regularly with time. In order to identify the factors responsible for the differences between sites, linear regressions were established between the remaining litter mass after one year of decomposition and some characteristics of the study sites: the area, the slope and the tree cover. There was a negative linear correlation between the remaining litter mass and the canopy cover of the sites ($r = -0.95$; $p = 0.014$). This correlation may explain the faster mass loss at the control site (site C) which exhibits a higher evolution state of the vegetation structure (canopy density, shrub cover, height of vegetation).

The standard deviation of residues (i.e., the mean variation of remaining mass between theoretical and measured points) was calculated for each model and each site (TAB. IV), and define the best theorical decomposition process according to experiment data. The best equation is the one for which the mean standard deviation of residues is the smallest. The quadratic equation (or second degree polynomial), type $At^2 + Bt + C$ (model 5) fitted the data best (with $A = -4,296$ E-4; $B = 0,1003$; $C = 84,88$; $r^2 = 0,891$) while the logistic model (model 4) the least. We used therefore the polynomial model to calculate the quarter-life time of the litter for each one of the sites (TAB. V). Pool n° 2 has shorter $t_{1/4}$ and better correlation coefficients (r) than pool n° 1, confirming the more rapid breakdown on sites with high tree cover (TAB. 5). The mean $t_{1/4}$ for all the plots was 267 days.

DISCUSSION

The breakdown of holm oak leaf litter in the control site was higher than recently reported decay rates for other xerophilic Mediterranean oak species. In Italian *Quercus suber* forest (a sclerophyllous mediterranean oak very similar to *Quercus ilex*), VAN WESEMAEL (1993) obtained a mass loss of 40% and an k value of 0.47 after one year of decomposition. Over a 2-year period, GALLARDO & MERINO (1993) measured 34% to 52% mass loss in *Quercus suber* litter and 39% in *Quercus coccifera* litter. In Greek stands of this species, ARIANOUTSOU (1993) observed a mass loss ash-free dry mass of 33% in one year.

Some studies explain or predict breakdown as a function of climate and substrate quality (ABER & MELILLO, 1980). In Mediterranean areas, litter surface is subjected to severe sum-

Source : MNHN

mer dessication and very high temperature fluctuations. The leaves of sclerophyllous oaks are resistent to decomposition because of their toughness (GALLARDO & MERINO, 1993) and their tannin content which prevents attack by microfauna (SADAKA, 1986; POINSOT-BALAGUER *et al.*, 1993).

The values obtained by GROSJEAN & POINSOT-BALAGUER (1994) about the mass loss of *Quercus suber* in the same area for one year, are very similar to those obtained on Porquerolles island in a *Quercus ilex* forest by POINSOT-BALAGUER & LIVRELLI (1994). The mass loss was 12 - 19%, and k = 0.14. The mass loss and the decomposition rate of holm oak leaves are higher in our experiment, chiefly in pool 2, being up to 48.6% on the control site, for k = 0.70. This difference may be due to rainfall conditions especially the alternating dry and wet periods that occured three times during the experimental year (FIG. 1). There was a long dryspell in December following rainfall from September to November.

On the other hand, the increase variability of the mass loss (C.V.) with time for every site is attributed to the cumulative effects of variations in the microhabitat conditions. This was found earlier by TAKEDA (1988) for pine litter (*Pinus densiflora* Sieb. and Zucc.), by SEASTEDT *et al.* (1983) for *Quercus prinus* litter, and by FOGEL & CROMACK (1977) for Douglas litter (*Pseudotsuga menziensii* Mirb.). The initial heterogeneity of the environmental conditions is amplified as the litter bags get aged. Mass losses were low during the beginning of the experiment (corresponding to a dry period: july to september). There is little breakdown in summer in mediterranean areas because the drought prevents colonization by mesofauna and microflora (POINSOT, 1976; POINSOT-BALAGUER, 1989; PERISSOL *et al.*, 1993; ARGYROPOULOU *et al.*, 1993). The increase of the decomposition rate which occurred after the slow initial phase was probably related to leaching due to the strong autumn rainfall. After this period, the change in mass loss was different and two identical pools were identified (FIG. 2). A negative correlation was found between the tree canopy cover and the remaining litter mass. This indicates that stand characteristics such as canopy cover, may induce a climatic microheterogeneity between the experimental sites, distributed under the same general climatic conditions. The dense tree canopy at sites 3, 4 and C probably maintains soil humidity and reduced temperature fluctuations and evapotranspiration on the soil surface. These microclimatic parameters are assumed to improve the activity of microflora, inducing faster decomposition. It can be seen that site characteristics may thus counterbalance some negative factors such as sclerophylly and unfavourable seasonal climatic conditions (in summer and winter). A forest-type structure of the *Quercus ilex* stand increases the litter decay rate, presumably because of the a higher activity of soil microflora and microfauna due to better soil conditions. The holm oak forest decomposers seem to be more adapted to foliar substrate than vine-yard decomposers.

The difference in the responses of the plots can also be explained by the frequentation of the site. This has a considerable influence on degradation (as suggested by BLANDIN *et al.*, 1982). Plot 4 is situated near a house and suffers from the passage of walkers and hunters. The second is the presence of *Pinus halepensis* needles which are very low to be decomposed. GOURBIERE (1981) estimated that the decomposition and the incorporation of *Pinus* needles into the organic-mineral horizon takes ten years.

It can be noted however that the two sites with the lowest canopy cover (sites 1 and 2) also have the smallest surface. This suggests that the surface of the site indirectly influences the mass loss through a lower biological diversity and activity. Stands with low surface are probably more disturbed because having a more artificial structure and cannot sustained a good biological activity.

WIEDER & LANG (1982) have reviewed analytical approaches of the decomposition data. They concluded that the exponential models are fitting the decay data best (from both mathematical and biological points of view). They also stated that the double exponential model (and the asymptotic model closely related to the double exponential model) is particularly useful in experimental situations where the decomposition of a single type of litter is examined on several sites, as in our experiment. However, some authors have obtained better correlations with non-exponential models. Comparing several broadleaf trees, HOWARD & HOWARD (1974) observed that the best models for describing the breakdown of litter were the asymptotic function and the second degree function, followed by the exponential function. GLOAGUEN *et al.* (1980) found that the two functions which fitted the best for beech litter were the asymptotic and the second degree functions, while the best for the conifers were the asymptotic and the power functions. We found that the best model is the second degree function. This model can explain a total decaying of litter (0% remaining mass around 560 days after introducing litterbags in the sites). In contrast, the second degree function was found to be the worst for the smallest plots. However, it must be noticed that the mean values of the standard deviation residues (TAB. IV) were very close each other and also the five mathematical models we used. This is probably because the decomposition experiment took place during the first phase of the decomposition process as it was described by COUTEAUX *et al.* (1995) and which is an almost linear phase controlled by easily leachable compounds. The polynomial model seems to be more suitable for description of sclerophyllous leaves decomposition because the mass loss was stabilised at the beginning of process and increased progressively with time.

The results suggest the use of regularly increasing surfaces experimental plot to demonstrate the relationship between plots area, the environment and plant structures in studying the litter decay of a given species. Modelling

Source : MNHN

of the litter decomposition can be used to define constants, for a certain type of environment that could be compared to those for other ecosystems (e.g. $t_{1/4}$, k, regression equation...).

This approach could help select typical islets before the beginning of certain human activities (agricultural or urban activities) and maintain a sustainable organic matter turnover in existing islets.

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the "Biodiversity" program, French Environmental Ministry 1991-1994. We thank particularly Maurice Roux for his help in the data processing and Thierry Tatoni for helpful suggestions and his commentaries on our study.

REFERENCES

ABER, J.D. & MELILLO,H J.M., 1980.– Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soils. *Can. J. Bot.*, 58 : 416-421.

ANDERSON, J.M., 1973.– The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils; 1.Breakdown, leaching and decomposition. *Œcologia*, 12 : 251-274.

ARIANOUTSOU, M., 1993.– Leaf litter decomposition and nutrient release in a maquis (evergreen sclerophyllous) ecosystem of North-Eastern Greece. *Pedologia,* 37 : 65-71.

ARGYROPOULOU, M.D., ASIKIDIS, M.D.G.D., & IATROU STAMOU, G.P., 1993.– Colonization patterns of decomposition in a maquis ecosystem. *Eur. J. Soil Biol.*, 29 : 183-191.

BILLES, G., CORTEZ, J. & LOSSAINT, P., 1975.– Étude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne. *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 12 : 115-139.

BLANDIN, P., GARAY, I. & MOLFETAS, S., 1982.– L'impact du piétinement en forêt. *La forêt privée*, 146 : 23-33.

COUTEAUX, M.M., BOTTNER, P. & BERG, B., 1995.– Litter decomposition, climate and litter quality. *Tree*, 10 (2) : 63-66

FOGEL, R. & CROMACK, K. Jr., 1977.– Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in Western Oregon. *Can. J. Bot.*, 55 : 1632-1640.

GALLARDO, A. & MERINO, J., 1993.– Leaf decomposition in two mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology*, 74 (1) : 152-161.

GLOAGUEN, J.C., TOUFFET, J. & FORGEARD, F., 1980.– Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique. *Acta Œcologica*, 1 (15) : 257-273.

GORHAM, E., VITOUSEK, P.M. & REINERS, W.A., 1979.– The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Ann.Rev. Ecol. Syst.*, 10, 53-84.

GOURBIERE, F., 1981.– *Vie et décomposition des aiguilles de sapin (Abies alba Mill.); étude des microflores fongiques associées.* Thèse d'état. Université Claude-Bernard. Lyon, 140 p.

GROSJEAN, S. & POINSOT-BALAGUER, N., 1994.– Impact du morcellement forestier dans le vignoble méditerranéen sur les microarthropodes du sol. *Ecologie*, 25 : 251-260.

HERLITZIUS, M., 1983.– Biological decomposition efficiency in different woodland soils. *Œcologia*, 57 : 78-97.

HOWARD, P.J.A. & HOWARD, D.M., 1974.– Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter; 1.Weight loss and chemical composition of decomposing litter. *Oïkos*, 25 : 341-352.

LEMÉE, G. & BICHAUT, N., 1973.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau; 2. Décomposition de la litière de feuille des arbres et libération des bioéléments. *Œcol. Plant.*, 8 (2) : 153-174.

MELILLO, J.M., ABER, J.D. & MURATORE, J.F., 1982.– Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63 (3) : 621-626.

OLSON, J.S. & CROSSLEY, D.A. Jr., 1963.– Tracer studies of the breakdown of forest litter. *In* SHULTZ & KLEMENT (Eds), *Proceedings of the first national symposium on Radioecology*, 411-416.

PERISSOL, C., ROUX, M. & LE PETIT, J., 1993.– Succession of bacteria attached to evergreen oak leaf surfaces. *Eur. J. Soil Biol.*, 29 : 167-176.

POINSOT, N., 1976.– Dynamique des communautés de collemboles en milieu xérique méditerranéen. *Pedobiologia*, 16 : 1-17.

POINSOT-BALAGUER, N., 1989.– Stratégies adaptatives des arthropodes du sol en région méditerranéenne. *In* F. DI CASTRI, C. FLORET, S. RAMBAL & J ROY (Editors), Time Scale and Water Stress. IUBS Paris. *Proc. 5th International Conference on Mediterranean Ecosystems*, 511-539.

POINSOT-BALAGUER, N., RACON, L., SADAKA, N. & LE PETIT, J., 1993.– Effects of tannin compounds on two species of collembolan. *Eur. J. Soil Biol.*, 29 : 13-16.

POINSOT-BALAGUER, N. & LIVRELLI, J.N., 1994.– Effects of forest undergrowth clearing on the decomposition of leaf litter and on the nutrient evolution in the leaves of evergreen oak in mediterranean forest ecosystems (Porquerolles island, Provence - France). *In* D. BELLAN & G. BONIN (Eds), *Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems. 6th european congress of ecology*, Marseille - France.

RACON, L., SADAKA, N., GIL, G., LE PETIT, J., MATHERON, R., POINSOT-BALAGUER, N., SIGOILLOT, J.C. & WOLTZ, P., 1988.– Histological and chemical changes in tannic compounds of evergreen oak leaf litter. *Can. J. Bot.*, 66 : 663-667.

RAPP, M., 1967.– Etude expérimentale de la libération d'éléments minéraux lors de la décomposition de litières d'essences méditerranéennes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264 : 797-800.

RAPP, M., 1969.– Production de litière et apport au sol d'éléments dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Œcologia*, 4 : 377-410.

SADAKA, N., 1986.– *Contribution à l'étude des relations trophiques collemboles - feuilles de chêne vert - microorganismes*. Thèse de troisième cycle. Université de Provence, 134 p.

SEASTEDT, T.R. & CROSSLEY, D.A. Jr., 1981.– Microarthropod response following cable logging and clear-cutting in the southern Appalachians. *Ecology*, 62 : 126-135.

SEASTEDT, T.R., CROSSLEY, D.A.JR., MEENTEMEYER, V. & WAIDE, J.B., 1983.– A two-year study of leaf litter decomposition as related to macroclimatic factors and microarthropod abundance in the southern Appalachians. Holartic *Ecology*, 6, 11-16.

TAKEDA, H., 1988.– A five year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abondances. *Pedobiologia*, 32 : 221-226.

VAN WESEMAEL ,B., 1993.– Litter decomposition and nutrient distribution in humus profiles in some Mediterranean forest in southern Tuscany. *For. Ecol. Manag.*, 57 : 99-114.

VARDAVAKIS, E., 1988.– The mycoflora, production and decomposition of leaf litter in an Orno-Quercetum ilicis association. *Pedobiologia*, 32 : 167-176.

Source : MNHN

WIEDER, R.K. & LANG, G.E., 1982.– A critique of the analytic methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, 63 : 1636-1642.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Ce travail original traite de la dynamique de la perte de masse de la litière de chêne vert en situation d'habitats isolés. Ces habitats, constitués de bosquets de chênes verts, sont menacés par la pression humaine dans le cadre du défrichage au profit du vignoble varois. Dans l'optique de la conservation de ces habitats, l'essentiel de la démarche scientifique s'est orienté vers la comparaison et la modélisation de la perte de masse de la litière dans différentes conditions écologiques. Les différents modèles testés présentent l'intérêt de pouvoir être comparés avec ceux de la littérature et celui d'extrapoler la décomposition à long terme.

Les sites expérimentaux se situent dans le département du Var (France), sur les flancs Ouest du massif des Maures. Quatre d'entre eux sont des îlots de végétation de taille croissante ; le cinquième site (le témoin) est constitué par une chênaie verte d'environ un hectare. L'unité édaphique, climatique, agriculturale et végétale caractérise tous les sites et seules les microconditions écologiques et la surface changent d'un site à l'autre. La méthode d'étude de la perte de masse est celle des sacs de litière fréquemment employée dans la bibliographie. Les sacs de litière ont été disposés au pied des chênes de chaque îlot au mois de juin 1991 et sont constitués de feuilles de chêne vert prélevées dans le site témoin. La période d'expérimentation s'étale sur une année avec six prélèvements de sacs de litière dans chaque site. Cinq modèles mathématiques ont été testés et l'évolution de la variabilité de la perte de masse en fonction du temps a été calculée.

Les résultats montrent que le taux de dégradation de la litière (k) est très faible durant les trois premiers mois de l'expérimentation. Au delà, la perte de masse s'accélère et met en évidence une séparation des sites en deux groupes dont les valeurs de perte de masse sont statistiquement différentes entre le 199^{e} et le 248^{e} jour. Ce comportement dynamique s'explique dans sa première phase d'une part par la sécheresse estivale qui ralentit à la fois la colonisation de la faune du sol et le lessivage des substances hydrosolubles, et d'autre part grâce au caractère sclérophylle des feuilles de chêne vert riches en tannins. Les sites de plus grande surface, avec une pente prononcée et un sous-bois dense se révèlent être ceux qui ont la plus grande perte de masse, ce qui suggère une meilleure activité biologique, doublé d'un meilleur lessivage lors d'un automne particulièrement pluvieux. Par ailleurs, il existe une corrélation linéaire négative entre la masse restante de litière et le pourcentage de recouvrement de la canopée, ce qui montre l'impact de la structure de la végétation sur la décomposition de la litière. La canopée maintient une humidité plus importante, réduit les fluctuations de température au niveau du sol et limite l'évapotranspiration. De plus, la structure de végétation évoluée bénéficie de conditions édaphiques favorables à la faune du sol et à l'activité biologique. Les petits îlots présentent de faibles taux de dégradation de la litière probablement à cause de conditions écologiques plus difficiles au niveau du sol et d'un état de perturbation plus important (présence proche des vignobles). Ces sites ne peuvent alors maintenir une activité biologique importante.

La variabilité de la perte de masse augmente régulièrement avec la décomposition des feuilles, et semble être due à l'accumulation des micro-variations écologiques entre chaque site. Ces variations entre chaque sac de litière s'amplifient avec le vieillissement des feuilles.

Sur le plan de la modélisation, le meilleur modèle théorique (celui dont l'écart des résidus est le plus faible) est de type polynomial du second degré qui permet de calculer un temps de quart de vie de la litière (temps pour lequel 25 % de litière a disparu). Ce modèle permet d'extrapoler la décomposition totale de la litière (0 % de masse restante) aux alentours du 560^{e} jour. Par ailleurs, les coefficients de dégradation obtenus dans ce travail sont nettement plus forts que ceux observés par d'autres auteurs pour le chêne vert, probablement en raison de l'alternance de périodes humides et sèches (trois fois pour l'année).

Ainsi, la structure de végétation et la surface des îlots apparaissent comme les facteurs déterminants dans les processus de dégradation de la litière de chêne vert au sein des agrosystèmes viticoles de l'ouest des Maures. La modélisation a permis de définir un certain nombre de paramètres caractéristiques de ce type de litière. Elle permet la comparaison et la prévision à long terme du fonctionnement du recyclage de la matière organique, notamment dans le cadre de la protection des isolats de végétation (fonctionnement et biodiversité) dans ce contexte agricole si particulier.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (3) 1998 : 467-472

LES LICHENS, BIOINDICATEURS DE POLLUTION ATMOSPHÉRIQUE DANS LA RÉGION LYONNAISE*

Kamel KHALIL & Juliette ASTA

Université Joseph Fourier, Grenoble 1, Centre de Biologie Alpine
B.P. 53X - 38041 Grenoble cedex 9
e-mail: Juliette.Asta@ujf-grenoble.fr

SUMMARY
(original scientific paper)

LICHENS, BIOINDICATORS OF ATMOSPHERIC POLLUTION IN THE LYON AREA (FRANCE).
Epiphytic lichens are used as bioindicators of atmospheric pollution in the Lyon area. When distribution maps of the different species are examined, it can be seen that lichenic vegetation was highly modified between 1984 and 1996, with an extension of acidiphilous and nitrophilous species from the outskirts towards the centre of Lyon. The results obtained with the methods of Hawksworth & Rose (1970) and Van Haluwyn & Lerond (1986) concerning the estimation of atmospheric pollution, are compared.

KEY WORDS: Lichens - Atmospheric pollution - Lyon area.

RÉSUMÉ
(article original)

Les lichens épiphytes sont utilisés comme bioindicateurs de la pollution atmosphérique dans la région lyonnaise. A partir des cartes de répartition des différentes espèces, on constate que la végétation lichénique s'est considérablement modifiée entre 1984 et 1996, ce qui se traduit par une progression des espèces acidophiles et nitrophiles depuis la périphérie de l'agglomération vers le centre de la ville. Les résultats établis pour l'estimation de la pollution atmosphérique par la méthode d'Hawksworth & Rose (1970) et de Van Haluwyn & Lerond (1986), sont comparés.

MOTS CLÉS : Lichens - Pollution atmosphérique - Région lyonnaise.

INTRODUCTION

Depuis 1970, les études concernant l'écologie des lichens se sont multipliées, notamment avec les recherches appliquées à la pollution atmosphérique, en raison de la sensibilité des lichens à la qualité de l'air grâce à leur longévité, leur croissance, leur fonction photosynthétique continue, et leur capacité d'accumulation. La pollution atmosphérique modifie le développement de la flore lichénique : selon l'intensité et la nature de la pollution, les lichens présentent des altérations morphologiques et structurales et parfois même disparaissent totalement.

Les travaux de HAWKSWORTH & ROSE (1970) ont conduit à l'établissement d'une échelle de sensibilité des espèces lichéniques vis-à-vis de la pollution atmosphérique et plus précisément vis-à-vis de la pollution par SO_2. Ces auteurs ont ainsi établi une échelle de corrélation lichens-pollution comportant 11 niveaux numérotés de 0 (pollution forte) à 10 (air pur). Chaque niveau est défini par plusieurs espèces d'amplitude écologique assez large, regroupées en communautés différentes selon qu'elles se développent sur écorce basique ou acide.

En France, c'est seulement depuis une vingtaine d'années que la détection et l'estimation de la pollution atmosphérique acide à partir des lichens ont été réalisées dans diverses régions : Nord de la France (VAN HALUWYN, 1973), Normandie (LEROND, 1981), région parisienne (DERUELLE, 1983, DERUELLE & GUILLOUX, 1993)... Dans la région lyonnaise, un premier travail basé sur la réalisation de 295 relevés a été effectué en 1984 par BELANDRIA, (1986), BELANDRIA & ASTA (1986). Ce travail avait mis en évidence, par l'utilisation de la méthode d'HAWKSWORTH & ROSE (1970), la présence de six zones de pollution. De plus, il révélait, pour la première fois en France et de façon

* Manuscrit reçu le21 novembre 1996 ; version révisée acceptée pour publication le 14 octobre 1997.

Source : MNHN

statistique que la végétation lichénique, une fois modifiée par la pollution, ne retrouve que lentement son état initial, alors même que les nuisances disparaissent. On a donné à ce phénomène de retard le nom d'hystérésis, temps de retard qui a été évalué à environ quatre années.

La méthode de VAN HALUWYN & LEROND (1986), est basée sur une nouvelle technique établie en utilisant les principes de la lichénosociologie. Ces auteurs proposent d'utiliser une échelle de sept zones notées de A à G définies à partir d'espèces facilement identifiables : les zones A, B, C, D, et E correspondent à des régions moyennement à très fortement polluées, les zones F, G caractérisent des régions faiblement polluées. Dans le Nord de la France, les premières zones peuvent être mises en corrélation avec des teneurs de SO_2 supérieures à un seuil de 30 µg/m^3, les deux dernières avec des teneurs de SO_2 inférieures à 30 µg/m^3.

À l'heure actuelle, la pollution qui sévit dans l'agglomération lyonnaise urbaine se modifie. Si le SO_2 diminue, d'autres polluants apparaissent, dus en particulier à la pollution automobile (NO_x et O_3), à la pollution due au traitement d'incinération des déchets (chlorures, métaux lourds, COV…)… L'observation de la flore et de la végétation lichéniques peut apporter des renseignements intéressants sur l'évolution de la qualité de l'air de cette région.

Le présent travail a pour objectif l'étude de l'évolution de la pollution atmosphérique à l'aide des lichens dans la région lyonnaise entre 1984 et 1996. La comparaison des observations de terrain portant sur la flore et la végétation lichéniques entre ces deux années permet d'établir des résultats concluants qui se poursuivent actuellement par des études de corrélation avec les mesures physico-chimiques réalisées à l'aide des capteurs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Afin d'établir des comparaisons rigoureuses, on a repris en 1996 la même approche méthodologique qu'en 1984. Le territoire étudié concerne la partie sud-est du département du Rhône, aux confluents du Rhône et de la Saône, soit 1 120 km^2. Il correspond à un rectangle de 28 x 40 km qui a été divisé en une grille de 280 mailles de 2 km x 2 km. L'échelle des mailles choisie s'explique par la grande hétérogénéité de la topographie existant dans la zone étudiée, ainsi que les variations d'altitude (168 m à 700 m). Les stations de relevés lichéniques ont été choisies dans l'ensemble des 280 mailles en fonction de la présence des phorophytes, à raison de une parfois deux, par maille. Les fiches de relevés effectués en 1984 ont été conservées par ASTA au Centre de Biologie Alpine (Université de Grenoble 1). En 1996, chaque station a été explorée de nouveau. Dans chaque station, les arbres sont choisis, dans la mesure du possible, avec un diamètre compris entre 0,20 et 1 m mesuré à 1,50 m au-dessus du sol et isolés (rangées d'arbres en bordure de route, le long des chemins, des rues…). Les observations de la flore et de la végétation lichéniques sont toujours effectuées sur plusieurs arbres. Pour réaliser le relevé définitif, on choisit l'arbre où la flore lichénique est la plus riche. On dresse alors la liste des espèces présentes que l'on affecte d'un coefficient d'abondance dominance, attribué selon l'échelle suivante, (BRAUN-BLANQUET, 1964) : (+) - individus peu nombreux avec un recouvrement inférieur à 1 %, (1) - individus peu nombreux avec un recouvrement de 1 à 5 %, (2) - recouvrement de 5 à 25 %, (3) - recouvrement de 25 à 50 %, (4) - recouvrement de 50 à 75 %, (5) - recouvrement supérieur à 75 %.

Dans les mailles non remaniées par l'urbanisation, il a été facile de retrouver les lieux des relevés de 1984. Dans les quartiers ou les banlieues de Lyon, très perturbés par des aménagements nouveaux (construction autoroutière, nouveaux habitats, parcs, arbres plantés, zones de loisir…), plusieurs stations ont été détruites ; on a dû en choisir de nouvelles pour effectuer les relevés de 1996 dont le nombre s'élève à 367.

Les déterminations de lichens s'effectuent directement à l'aide d'une loupe à main et de réactifs sur le terrain quand il s'agit d'espèces communes et faciles à reconnaître et au laboratoire, à la loupe biloculaire et au microscope pour les déterminations plus délicates. Les flores utilisées ont été les suivantes : OZENDA & CLAUZADE, 1970; CLAUZADE & ROUX, 1985; PURVIS *et al.*, 1992; VAN HALUWYN & LEROND, 1993. En outre, des comparaisons fructueuses ont été réalisées avec les herbiers conservés au Centre de Biologie Alpine.

Des cartes de répartition des espèces répertoriées ont été établies afin d'être comparées à celles de 1984. De plus, l'utilisation des relevés a été faite pour les deux années, d'une part avec la méthode d'HAWKSWORTH & ROSE (1970), d'autre part avec la méthode de VAN HALUWYN & LEROND (1986), adaptées à la région, compte tenu des espèces lichéniques absentes dans les échelles d'estimation d'origine, et qui sont présentes dans la région étudiée ; les résultats des comparaisons des zones repérées en 1984 et 1996 selon les deux méthodes seront exprimés en pourcentage.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Ce travail constituant la première partie d'une thèse en cours de réalisation, nous ne présenterons ici que les premiers résultats.

1) 60 espèces de lichens corticoles ont été inventoriées, ainsi que 2 algues et un champignon épiphytes, ce qui montre une augmentation par rapport au nombre de lichens identifiés en 1984 sur le même territoire (56).

Si la flore lichénique observée présente peu de changements, par contre, la végétation lichénique s'est considérablement modifiée entre 1984 et 1996 : cela se traduit par un enrichissement notable du nombre d'espèces par relevé, un

Source : MNHN

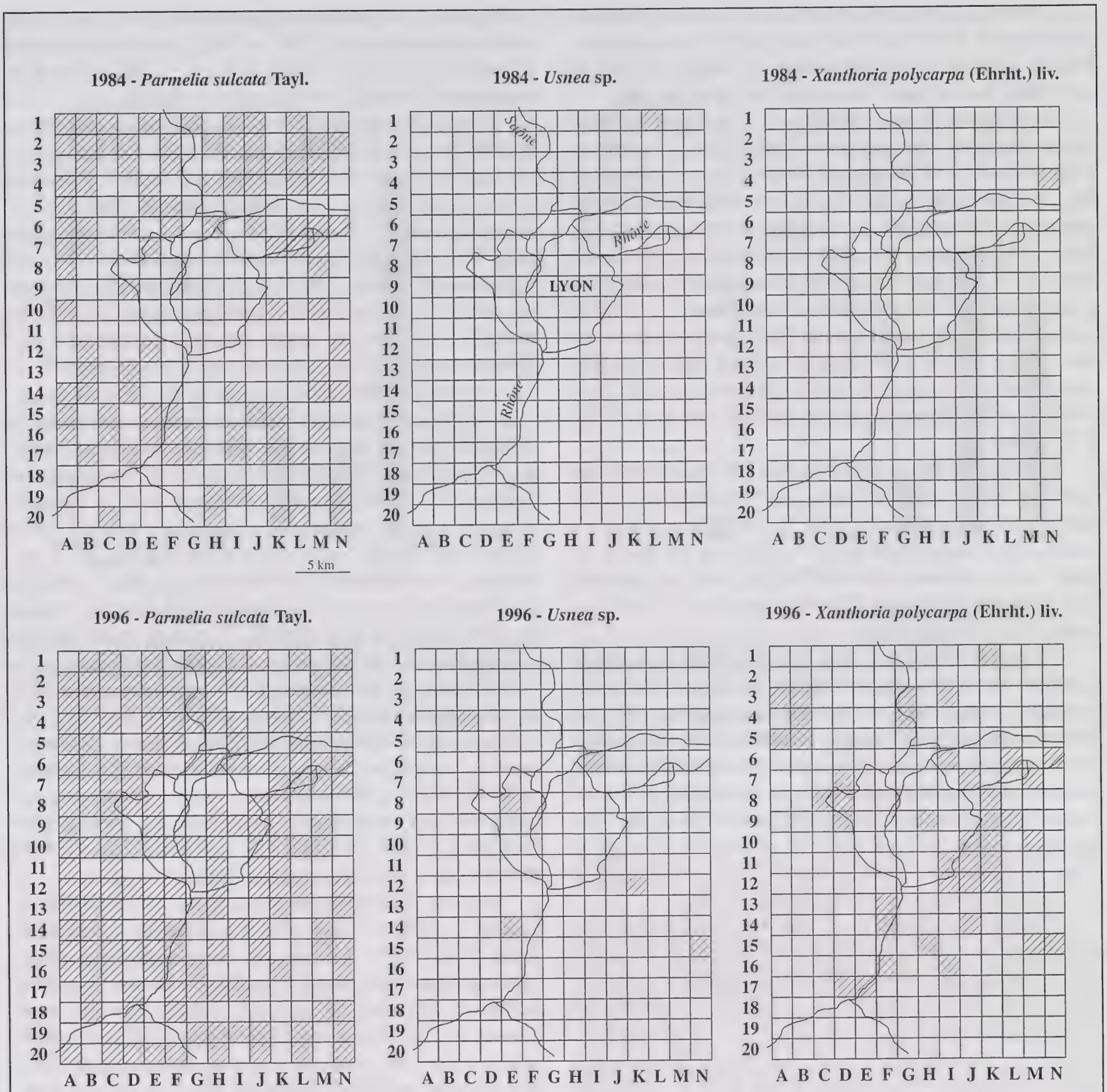


Fig 1.– Cartes de répartition dans la région lyonnaise en 1984 et 1996, de *Parmelia sulcata* Tayl, *Usnea* sp, et *Xanthoria polycarpa* (Ehrht.) Oliv.

Distribution maps of Parmelia sulcata *Tayl, Usnea sp, and* Xanthoria polycarpa *(Ehrht.) Oliv., in the Lyon area in 1984 and 1996.*

développement accru de la plupart des lichens et surtout l'extension de la majorité des espèces qui gagnent progressivement le centre de Lyon. Pour illustrer ces faits, nous avons choisi trois exemples dont nous présentons les cartes de répartition (Fig. 1) :

Parmelia sulcata Tayl., lichen déjà abondant en 1984 et présent dans 104 mailles, occupe actuellement 175 mailles et se retrouve maintenant dans le centre de Lyon.

Usnea sp., présente dans une seule maille en 1984, a été retrouvée en 1996 dans 6 mailles.

Source : MNHN

Xanthoria polycarpa (Ehrht.) Oliv., espèce présente également en 1984 dans une seule maille s'est considérablement étendue et se retrouve dans 40 mailles en 1996 en particulier dans la partie centrale de la région étudiée.

L'extension de ces espèces peut s'expliquer de différentes manières. Comme nous l'avions déjà constaté en 1984, à cause de la diminution progressive de la teneur en SO_2 de l'atmosphère, déjà des espèces sensibles à moyennement sensibles au SO_2 commençaient à faire leur apparition, comme certaines espèces foliacées (*Parmelia*, *Physcia*...), à la base des troncs dans certaines zones abritées (Parcs de la Tête d'Or, de la Croix-Rousse...). L'extension massive de *Parmelia sulcata* Tayl., qui ne supporte pas des teneurs en $SO_2 > 60$ (μ/m^3 s'explique ainsi, de même que *Evernia prunastri* (L.) Ach, (qui passe de 31 à 87 mailles), et que *Parmelia subrudecta* Nyl. (qui passe de 30 à 72 mailles).

Parmi les espèces qui ne supportent pas plus de 50 (μ/m^3 de SO_2, *Parmelia glabratula* (Lamy) Nyl. couvre actuellement 102 mailles (contre 41 en 1984), et parmi les espèces qui ne poussent pas à des teneurs de $SO_2 > 40$ (μ/m^3, citons *Parmelia tiliacea* (Hoffm.) Ach. qui passe de 22 à 39 mailles, ainsi que *Parmelia caperata* (L.) Ach. qui passe de 42 à 103 mailles.

Le cas de l'espèce *Usnea* est remarquable. En effet, c'est une des espèces les plus sensibles à la pollution acide et même si son extension n'est pas aussi considérable que celle des espèces précédentes, sa présence dans 6 mailles localisées près du centre de Lyon est exemplaire. En outre, la diminution considérable de SO_2 est attestée par le fait que *Lecanora conizaeoides* Nyl, espèce particulièrement poléotolérante qui occupait en 1984, 43 mailles réparties sur le centre de Lyon et la vallée du Rhône, a nettement régressé et n'est plus présente en 1996 que dans 34 mailles.

L'espèce *Xanthoria polycarpa* soulève un problème particulier. En effet, c'est une espèce nitrophile. D'autres espèces nitrophiles se sont également beaucoup étendues entre 1984 et 1996. Citons par exemple *Candelariella xanthostigma* (Pers.) Lett. (qui passe de 33 à 91 mailles), *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. (de 50 à 110 mailles), *Physconia grisea* (Lam.) Poelt (de 68 à 91 mailles), *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier. (de 56 à 125 mailles). Nous constatons ainsi une recrudescence importante des espèces nitrophiles d'une façon générale. Cependant le cas de *Xanthoria polycarpa* (Ehrht.) Oliv., est à souligner car il semble se développer davantage sur des arbres plantés récemment, particulièrement sur les jeunes érables qui n'ont pas connu la pollution acide antérieure dans la région lyonnaise, et cette espèce pourrait être liée à la présence accrue de NO_x.

2) L'estimation de la pollution par le SO_2 à l'aide des lichens a pu être réalisée dans la région étudiée par l'application des deux méthodes de bioindication rappelées ci-dessus. Les figures 2 et 3 présentent en pourcentage les zones d'estimation comparées entre 1984 et 1996, respectivement selon la méthode d'HAWKSWORTH & ROSE (1970) et selon la méthode de Van HALUWYN & LEROND (1986).

Dans le premier cas (FIG. 2), on peut constater aisément en 1996 une diminution des zones 0-1,2-3,4,5 et 6, la prédominance de la zone 7 et l'apparition des zones 8 et 9 par la présence respective de *Normandina pulchella* (Borr.) Nyl. et *Dimerella pineti* (Ach.) Vezda. Dans le deuxième cas (FIG. 3), les résultats permettent de constater en 1996 une diminution des zones A, B, C, D, E et une nette augmentation des zones F, G. Dans l'un et l'autre cas, on met bien en évidence la diminution des zones fortement polluées et l'augmentation des zones où la qualité de l'air est meilleure.

À partir de 1980 la pollution par le SO_2 (FIG. 4) a beaucoup régressé et progressivement, les auteurs ont constaté un décalage entre les mesures des capteurs et la réponse biologique des lichens (BELANDRIA & ASTA, 1986). Dans la région lyonnaise les premiers travaux d'estimation de la pollution atmosphérique à l'aide des lichens ayant eu lieu en 1984 et ayant permis la mise en évidence de ce décalage par la discussion de la méthode d'HAWKSWORTH & ROSE (1970), il était opportun de comparer de nouveau les résultats obtenus en 1996 à l'aide de cette méthode. Une étude statistique permet de dire qu'actuellement la végétation lichénique est en corrélation avec les teneurs en SO_2 mesurées entre 1990 et 1996 (avec un coefficient de corrélation de $0{,}452 > 0{,}381$ pour un seuil de signification à 5 % calculé par le test statistique de SPEARMANN), alors qu'en 1984, nous avions montré qu'il n'y avait pas de corrélation entre la pollution estimée par les lichens et les teneurs mesurées entre 1980 et 1984 mais qu'il existait une corrélation significative avec la forte pollution qui avait sévi antérieurement de 1971 à 1979.

L'intérêt apporté par la méthode de Van HALUWYN & LEROND (1986), est l'utilisation d'une échelle simplifiée (7 zones au lieu de 11). Chaque zone de pollution étant définie par la présence d'un groupe d'espèces facilement reconnaissables sur le terrain, les espèces retenues sont peu nombreuses et la présence d'une de ces espèces suffit à caractériser une zone. Cette méthode peut donc être appliquée, quels que soient les polluants incriminés. Elle permet ainsi d'établir un diagnostic éco-lichénique de la qualité de l'air et non plus une estimation de la pollution atmosphérique.

CONCLUSION

La région lyonnaise étant particulièrement touchée par la pollution atmosphérique, il était important d'aborder ce problème par le biais de la bioindication végétale et non uniquement par les mesures de capteurs. Un premier travail réalisé en 1984 dans cette région sur la détection de la pollution à l'aide des lichens servait de référence historique et autorisait un suivi spatio-temporel qui a pu être réalisé en 1996. Les

Source : MNHN

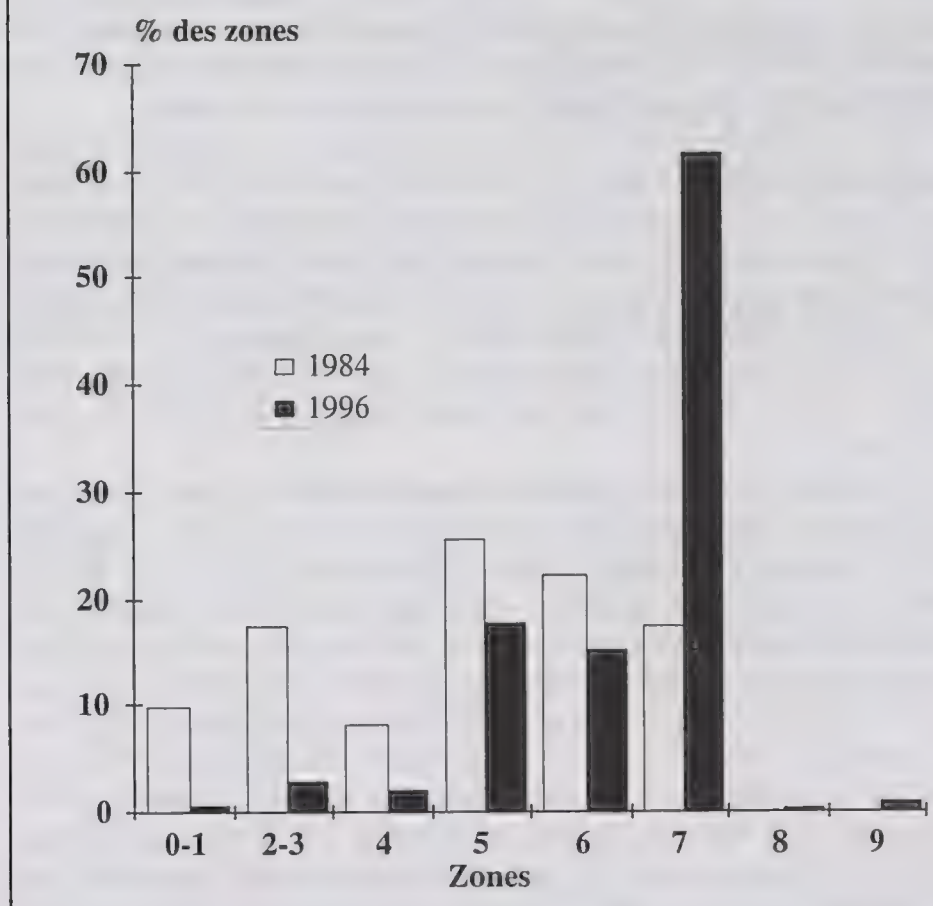


FIG. 2.– Comparaison entre 1984 et 1996 du pourcentage de zones déterminées à partir des relevés lichéniques selon la méthode d'HAWKSWORTH & ROSE (1970) dans la région lyonnaise.

Comparison between 1984 and 1996 of the percentage of zones defined by the lichenic releves using the method of HAWKSWORTH & ROSE (1970) in the Lyon area.

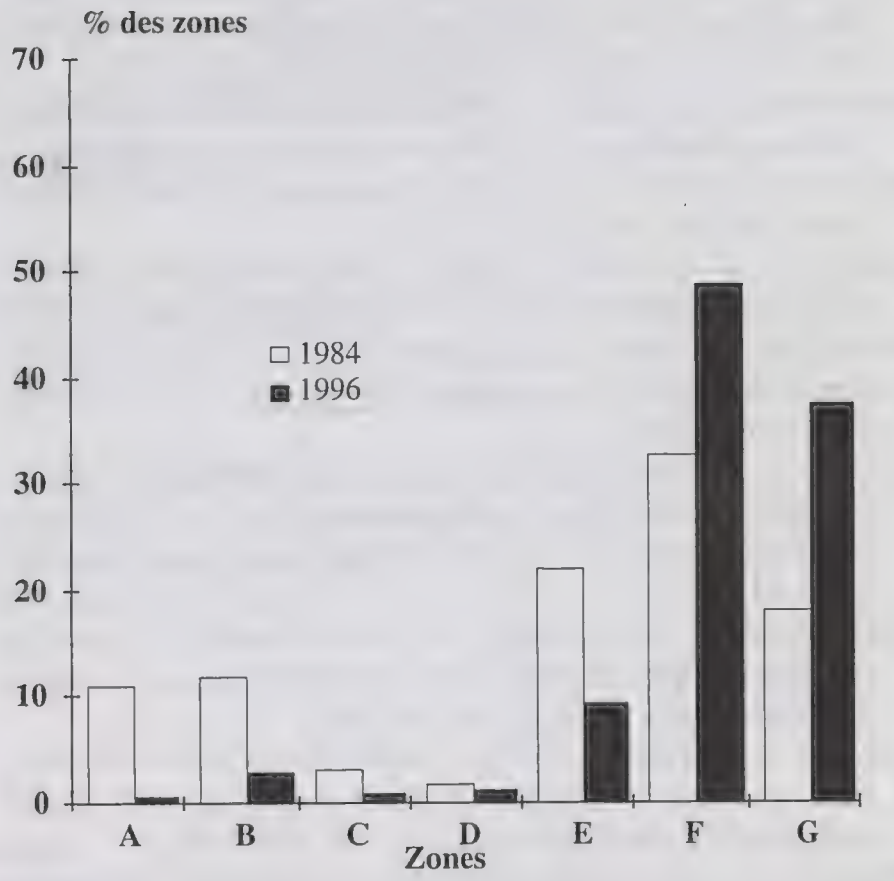


FIG. 3.– Comparaison entre 1984 et 1996 du pourcentage de zones déterminées à partir des relevés lichéniques selon la méthode VAN HALUWYN & LEROND (1986), dans la région lyonnaise.

Comparison between 1984 and 1996 of the percentage of zones defined by the lichenic releves using the method of VAN HALUWYN & LEROND (1986) in the Lyon area.

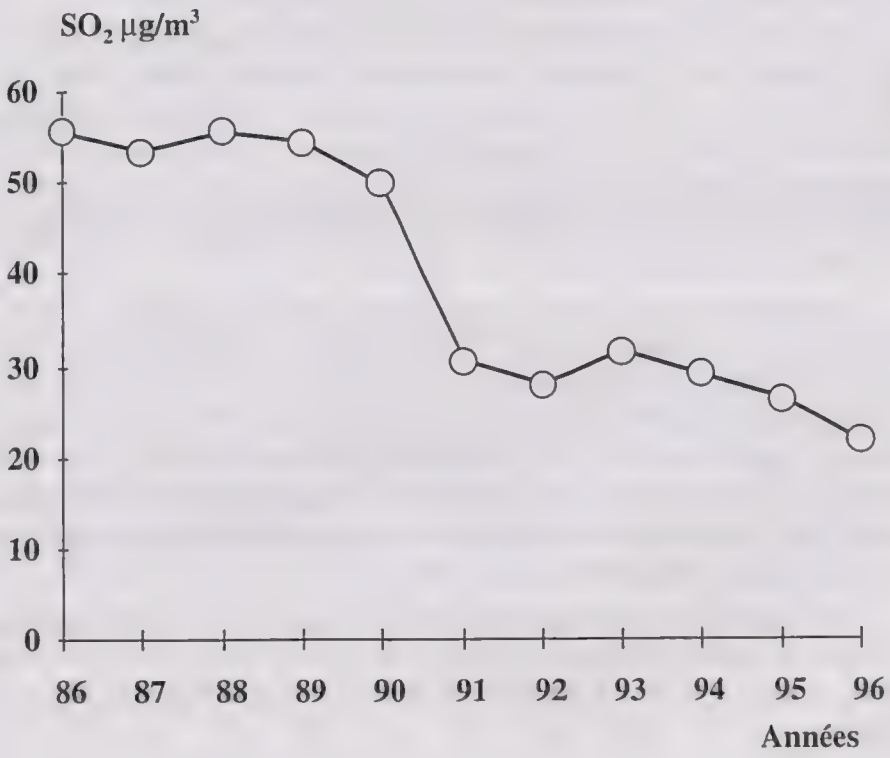


FIG. 4.– Évolution de la moyenne annuelle de SO_2 µg/m^3 dans Lyon entre 1986 et 1996.

Evolution of the annual mean of SO_2 µg/m^3 in Lyon between 1986 and 1996.

premiers résultats de comparaison que nous apportons ici donnent des renseignements précieux sur l'évolution de la qualité de l'air dans la région lyonnaise et mettent en évidence une recolonisation remarquable du territoire par des espèces lichéniques poléosensibles. Les expressions cartographiques des résultats d'estimation présentés ici sont en cours et seront comparées à des méthodes quantitatives comme la méthode de l'I.A.P. (LEBLANC & DE SLOOVER, 1970), dans laquelle un indice est calculé mathématiquement à l'aide de la formule suivante I.P.A.= 1/10.Σ (Q .f). En outre, il reste à établir les corrélations nécessaires entre les observations lichéniques et les mesures physico-chimiques de l'atmosphère (NO_x, NO_2, NO, Ozone…), dont les résultats seront présentés ultérieurement.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à la DDASS du Rhône et particulièrement à Madame Brigitte MOISSONNIER et son équipe pour son soutien financier et l'aide technique, ainsi qu'au service de COPARLY pour les données des capteurs et à Debbie CLARKE pour son aide en anglais.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHIE

BELANDRIA, G., 1986.– *Lichens et pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes : biodétection de la pollution acide et fluorée, effets des polluants sur la germination des spores*. Thèse d'Université, Biologie, Université Joseph Fourier : 177 p.

BELANDRIA, G., & ASTA, J., 1986.– Les lichens, bioindicateurs : la pollution acide dans la région lyonnaise. *Poll. Atm.*, 109 : 10-23.

BRAUN-BLANQUET, J.J., 1964.– *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Vienne : 865 p.

CLAUZADE, G., & ROUX, C., 1985.– Likenoj de Okcidenta Europo. Ilustrita determinlibro. *Bull. S.B.C.O*, Numéro spécial, 7 : 893 p.

DERUELLE, S., 1983.– *Écologie des lichens du Bassin Parisien. Impact de la pollution atmosphérique (engrais, SO_2, Pb)*. Thèse Etat, Paris : 359 p.

DERUELLE, S., & GUILLOUX, F., 1993.– Évolution de la végétation lichénique en région parisienne entre 1981 et 1991, en relation avec la qualité de l'air. *Bull. Inform. Ass. Fr. Lich., mémoire*, 2 : 23-42.

HAWKSWORTH, D.L., & ROSE, F., 1970.– Qualitative scale for estimation sulphur dioxide air pollution and Wales using epiphytic lichens. *Nature*, 227 (5254) : 145-148.

LEBLANC, F., & DE SLOOVER, J., 1970.– Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can.J. Bot.*, 48, 1485-1496.

LEROND, M., 1981.– *Les lichens épiphytes en Normandie orientale. Distribution, sociologie et application à la cartographie de la pollution atmosphérique*. Thèse Doctorat Rouen, 300 p.

OZENDA, P., & CLAUZADE, G., 1970.– *Les lichens. Étude biologique et flore illustrée*. Masson, Paris : 801 p.

PURVIS, O.W., COPPINS, B.J., HAWKSWORTH, D.L., JAMES, P.W. & MOORE, D.M., 1992.– *The lichen flora of Great-Britain and Ireland*. Natural history museum publications in association with the British Lichen Society : 710 p.

VAN HALUWYN, C., 1973.– *Contribution à l'étude de la distribution des lichens épiphytes dans le Nord de la France : application au problème de la pollution atmosphérique*. Thèse Doct. Etat Pharm, Lille : 162 p.

VAN HALUWYN, C. & LEROND, M., 1986.– *Les lichens et la qualité de l'air. Évolution méthodologique et limites*. Ministère de l'environnement - SRETIE, 207 p.

VAN HALUWYN, C. & LEROND, M., 1993.– *Guide des lichens*. Lechevalier, Paris : 344 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Since 1970, studies on lichen ecology have multiplied in conjunction with research on air pollution. Lichens are particularly sensitive to air quality, due to their longevity, their growth, their continuous photosynthetic processes and their capacity for accumulation.

A first study, based on 295 releves was carried out in 1984 by BELANDRIA (1996) and BELANDRIA & ASTA (1986) using the HAWKSWORTH & ROSE (1970) method, based on a scale of lichen sensitivity to SO_2 pollution. This scale is composed of 11 levels, from 0 (highly polluted air) to 10 (clean air). It was applied in the Lyon region, to an area covering the south-eastern part of the department of the Rhône, at the confluence of the Rhône and the Saône (1 120 km^2). This study revealed 6 zones of pollution and showed that SO_2 pollution had decreased. What is more, it showed statistically for the first time in France, that lichenic vegetation once affected by pollution returns only slowly to its original state, even if the harmful elements disappear. The name "hysteresis" has been given to this phenomenon. The delay in returning to the original state is estimated to be about 4 years.

The aim of this work is to study the changes in air pollution using lichens between 1984 and 1996 with both the HAWKSWORTH & ROSE (1970) and VAN HALUWYN & LEROND (1986) methods. The latter suggest using a scale of 7 zones, labelled from A to G, defined from easily identifiable species. The zones A, B, C, D, E correspond to averagely or highly polluted areas, while zones F and G show areas with little pollution. The former can be correlated with levels of SO_2 greater than a threshold of 30 $\mu g/m^3$, the latter zones with levels of SO_2 less than 30 $\mu g/m^3$.

Lichenic vegetation changed considerably between 1984 and 1996. This is reflected firstly by an increase in the number of species (60 species of corticolous lichens were counted in 1996 from 367 releves, as well as 2 epiphytic algae and one epiphytic fungus; the number of species in the same area in 1984 was 56) secondly a development of the majority of lichens and especially an extension of most of the species which are gradually reaching the centre of Lyon. Distribution maps of 3 species are given as examples (FIG. 1). *Parmelia sulcata* Tayl., a lichen which was already plentiful in 1984 and present in 104 sites, is now to be found in 175 sites and is once again found in the centre of Lyon. *Usnea* sp, present in one single site in 1984 was found in 1996 in six sites located near the centre of Lyon. This is truly remarkable. *Xanthoria polycarpa* (Ehrht.) Oliv., another species present in 1984 in only one single site has spread considerably and was found in 40 sites in 1996, particularly in the central part of the area studied. This species raises a particular problem because it is nitrophilous and a large increase in nitrophilous species has been noted. The case of *Xanthoria polycarpa* (Ehrht.) Oliv., is particularly noteworthy, because it seems to develop more on young trees planted recently, particularly on young maples (*Acer* sp.) which have yet to experience acid pollution in the area of Lyon. The presence of this species could be linked to the increase in NO_x.

The estimate of SO_2 pollution using lichens was made by applying the two methods of bioindication mentioned above. According to the HAWKSWORTH & ROSE method (FIG. 2), a decrease of zones 0-1, 2-3, 4, 5 and 6, the predominance of zone 7 and the appearance of zones 8 and 9 due to the presence of *Normandina pulchella* (Borr.) Nyl. and *Dimerella pineti* (Ach.) Vezda, respectively can be shown. According to the VAN HALUWYN & LEROND method (FIG. 3), the results show a decrease of zones A, B, C, D, E and a clear increase of zones F and G. In both cases, the decrease of heavily polluted zones and the increase of zones with a better air quality can be shown.

A statistical study allows us to say that, for the moment, lichenic vegetation is correlated with the levels of SO_2 measured between 1990 and 1996 (with a coefficient of correlation of $0.452 > 0.381$ for a level of significance to 5 % calculated by Spearmann's statistical test), while in 1984 there was no correlation between the pollution estimated by using lichens, and the values measured between 1980 and 1984. There was, however, a significant correlation with the high pollution measured between 1971 to 1979.

The first results of the comparisons presented here give precious information on the development of air quality in the Lyon region and show a remarkable recolonisation of the area by poleosensitive species of lichen.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (3) 1998 : 473-482

L'AUTÉCOLOGIE DES ESPÈCES VÉGÉTALES : UNE APPROCHE PAR RÉGRESSION NON PARAMÉTRIQUE*

Jean-Claude GÉGOUT[1] & Jean-Claude PIERRAT[2]

École Nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, Laboratoire de Recherches en Sciences Forestières
[1]Unité Ecosystèmes Forestiers et Dynamique du Paysage (gegout@engref.fr).
[2]Unité Dynamique des Systèmes Forestiers (associée à l'INRA)
14, rue Girardet - CS 4216 - 54042 Nancy Cedex

SUMMARY
(original scientific paper)

PLANT SPECIES AUTECOLOGY: A NON PARAMETRIC REGRESSION APPROACH.
Species occurrence along an environmental gradient is calculated by a non parametric kernel estimation method. This paper shows the value of this approach for the study of species autecology in relation to environmental factors:
- i: the occurrence probabilities for cumulative abundance classes can be calculated. Results displayed on a single graph allow to visualize the contribution of each abundance class to the formation of the ecological profile.
- ii: this method allows to detect the effects, difficult to predict and therefore difficult to model, of interactions between two environmental variables on species frequencies.
- iii: lastly, synthetic indices concerning the ecological optimum and the dispersion of species along the gradient can be extracted from the ecological profiles. The optimum is the value the variable takes when the occurrence probability is maximum.
A new formulation of the ecological amplitude is proposed.

KEY WORDS: Kernel method - Environmental gradient - Species response curves - Optimum - Amplitude - Realized niche.

RÉSUMÉ
(travail original)

Des méthodes non paramétriques d'estimation par noyau permettent d'évaluer la probabilité d'occurrence des espèces le long d'un gradient écologique. Nous montrons l'utilité de cette approche pour approfondir la connaissance de l'autécologie des espèces vis-à-vis des facteurs environnementaux :
- i : les probabilités d'occurrence de classes cumulées d'abondance peuvent être calculées. Représentées sur un seul graphique, elles permettent de visualiser la contribution de chaque classe d'abondance à la formation du profil écologique ;
- ii : l'estimation par noyau permet de mettre en évidence des effets d'interaction difficilement prédictibles, donc modélisables, de deux variables de milieu sur la fréquence des espèces ;
- iii : enfin, des indices synthétiques relatifs à l'optimum écologique et à la dispersion des présences le long du gradient peuvent être calculés à partir des profils écologiques. L'optimum est la valeur de la variable qui correspond à la probabilité d'occurrence maximale. Une nouvelle formulation de l'amplitude écologique est proposée.

MOTS CLÉS : Estimation par noyau - Facteur environnemental - Courbe de réponse des espèces - Optimum - Amplitude - Niche réalisée.

* Manuscrit reçu le 13 mai 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 22 décembre 1997.

Source : MNHN

INTRODUCTION

L'étude du comportement des espèces végétales vis-à-vis des facteurs environnementaux constitue un axe de développement important de l'écologie. Elle est employée notamment afin de déterminer l'influence et l'importance des facteurs écologiques sur la flore et d'appréhender la réponse des espèces vis-à-vis de ceux-ci. Cette approche constitue une base à partir de laquelle il est possible d'élaborer des développements théoriques relatifs au continuum et au concept de niche écologique (WHITTAKER, 1967 ; AUSTIN & SMITH, 1989 ; AUSTIN & GAYWOOD, 1994). D'un point de vue appliqué, la forme généralement unimodale des courbes de réponse des espèces permet de les utiliser comme des bioindicateurs des facteurs environnementaux.

L'analyse de la variation de fréquence des espèces le long d'un gradient écologique constitue un moyen privilégié pour élaborer des courbes de réponse. Lorsque le gradient est qualitatif (ou discrétisé), la distribution des fréquences en fonction des classes constitue un profil écologique facile à représenter graphiquement (GOUNOT, 1969 ; DAGET & GODRON, 1982 ; GAUTHIER *et al.*, 1977 ; LE TACON & TIMBAL, 1973). Lorsque le gradient est quantitatif, la probabilité d'occurrence des espèces peut être modélisée par des approches diverses (AUSTIN *et al.*, 1984 ; AUSTIN, 1987 ; HUISMAN *et al.*, 1993). Le plus souvent, la probabilité de présence est exprimée par une fonction logistique unimodale (TER BRAAK & LOOMAN, 1986). Une méthode non paramétrique, l'estimation par noyau (WORTON, 1989 ; SAPORTA, 1990), a également été utilisée pour estimer cette probabilité de présence. Un examen sans *a priori* des données constitue le principal avantage de cette approche par rapport à la régression logistique (YEE & MITCHELL, 1991).

En présentant des utilisations nouvelles de l'estimation par noyau, notre objectif est de souligner l'intérêt de cet outil dans le domaine de l'écologie végétale.

Nous montrons d'abord que l'estimation par noyau permet la représentation graphique des différentes notes d'abondance lors de la formation d'une courbe de réponse d'une espèce vis-à-vis d'un facteur environnemental.

L'estimation par noyau offre également la possibilité d'étudier sans *a priori* les effets d'interaction et de compensation de deux facteurs écologiques sur la fréquence des espèces.

Elle permet enfin une approche plus synthétique de l'écologie des espèces au travers de résumés numériques synthétisant leurs comportements vis-à-vis des paramètres étudiés. Ainsi, comme Ter Braak et Looman (1986) l'ont fait à partir d'une approche paramétrique (la régression logistique), nous montrons qu'il est possible, avec l'estimation par noyau, de formaliser de façon précise les notions d'optimum et d'amplitude écologique propres à chaque espèce.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

DONNÉES

Les données sont issues de 473 relevés phytoécologiques réalisés en milieu drainé et sous couvert forestier dans le massif vosgien (GÉGOUT, 1995). La stratégie d'échantillonnage a été élaborée de façon à répartir les relevés de façon équilibrée dans les classes de trois variables - substrat géologique, humus et altitude- qui, dans les conditions écologiques étudiées, influent le plus fortement sur la végétation. Un minimum de cinq relevés écologiques a été effectué dans chaque combinaison de ces classes.

Les relevés ont été effectués sur une surface floristiquement homogène d'environ 400 m^2. Un coefficient d'abondance dominance variant de + à 5 (BRAUN-BLANQUET, 1932) a été affecté à chacune des espèces vasculaires (deux strates sont distinguées pour les ligneux de grande taille) et muscinales humicoles présentes sur le site choisi. D'autre part, un relevé de divers descripteurs écologiques a été réalisé simultanément. Enfin, un échantillon des différents horizons du sol a été prélevé pour une analyse physico-chimique.

L'écologie des 157 espèces présentes dans plus de 1 % des relevés a été déterminée vis-à-vis de divers descripteurs. Le comportement des espèces selon le pH eau de l'horizon A1 et l'altitude est utilisé comme support de cet article.

LA MÉTHODE DE L'ESTIMATION PAR NOYAU

Dans le cas d'un gradient unidimensionnel, on dispose de données (x_i, y_i), $(i = 1,2\ldots n)$ où n est le nombre de relevés, x_i la valeur du gradient étudié pour le relevé i et y_i la valeur 1 ou 0 de présence ou d'absence d'une espèce pour ce même relevé. Nous nous proposons de déterminer la fréquence relative de cette espèce le long du gradient. Plutôt que de choisir *a priori* un modèle particulier liant x et y, nous décrivons point par point la relation entre les deux variables en estimant la fréquence en chaque point à l'aide de la méthode par noyau (*Statistical sciences*, 1993). En pratique, des valeurs de fréquence sont estimées pour 100 valeurs du gradient régulièrement réparties entre le minimum et le maximum échantillonnés.

Une idée simple est à la base de cette méthode : pour une valeur g du gradient, on estime la fréquence de l'espèce par la moyenne des présences et des absences de l'espèce dans les relevés dont la valeur du gradient est proche de g, i.e. pour lesquels $g-b/2 < x_i < g + b/2$ où b, appelé largeur de la fenêtre, est un paramètre à déterminer.

Cette approche est cependant un peu abrupte puisqu'une observation est prise en compte ou pas. C'est pourquoi, il semble préférable de choisir une pondération K (appelée noyau) telle que le poids d'un relevé est d'autant plus faible que sa valeur x_i pour le gradient est éloignée de

Source : MNHN

g. La fonction de Gauss, la plus fréquemment employée, est la fonction de pondération K retenue dans cet article.

L'estimateur de la fréquence au point g s'écrit :

$$F(g) = c\sum_{i=1}^{n} K(\frac{x_i - g}{b})y_i$$

où b est la largeur de la fenêtre et
c est un coefficient rendant la somme des poids égale à 1.

$$c = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n} K(\frac{x_i - g}{b})}$$

Pour un noyau gaussien, $K(\frac{x_i - g}{b})$ est proportionnel à $e^{-\frac{1}{2}(\frac{x_i - g}{b})^2}$.

Les estimations, peu sensibles à la forme précise de la fonction noyau, sont en revanche très sensibles à la largeur de la fenêtre. La détermination de b est donc essentielle et résulte en réalité d'un compromis : si b est trop petit, le lissage est insuffisant et à l'extrême une suite de pics apparaît sur le graphique ; si b est trop grand, la courbe obtenue tend vers une droite horizontale (FIG. 1). L'estimation de la fréquence est donc d'autant plus biaisée que la largeur de la fenêtre est grande, mais étant plus stable, sa variance diminue. Enfin, d'un point de vue biologique, une fenêtre trop importante entraîne la prise en compte de milieux très différents dans le calcul d'une fréquence, ce qui n'a écologiquement guère de sens.

Compte tenu de ces critères qualitatifs, une procédure manuelle d'essai-correction, nous a conduit à trouver raisonnable une largeur de fenêtre de 25 % (1,04 unité de pH) de l'intervalle situé entre les deux extrémités de la variable analysée (pour cet exemple où nous disposons de 473 relevés répartis assez régulièrement). Il est néanmoins possible d'utiliser une procédure automatique pour optimiser le calcul d'une largeur de fenêtre variable selon les points comme l'ont proposé RUPPERT *et al.* (1995).

En ce qui concerne la présentation des résultats, comme d'une part il n'est pas possible de centrer une fenêtre aux extrémités de la variable et que d'autre part la fréquence des relevés y est parfois faible, nous avons décidé de restreindre le domaine sur lequel nous présentons les résultats. Seule la partie du gradient pour laquelle la fréquence à été calculée avec un nombre suffisant de relevés (au moins 30) dans la fenêtre b a été présentée.

L'extension de la méthode à plusieurs variables de milieu est facile dans le principe. Pour un milieu à deux variables, les données se présentent sous la forme (X_i^1, X_i^2, Y_i), (i = 1,2…n) et il suffit de définir un noyau multidimensionnel. Pour simplifier, nous avons choisi un noyau gaussien et une fenêtre de même taille dans chacune des dimensions après réduction des données, afin de donner la même importance à chacune des dimensions.

Dans l'estimation de la fréquence au point g de coordonnées (g^1, g^2), le poids du relevé i s'écrit alors :

$$K(i,g) = e^{-\frac{1}{2}\sum_{j=1}^{2}(\frac{x_i^j - g^j}{b})^2}$$

Ici aussi, les fréquences n'ont pas été représentées pour certaines zones marginales du domaine analysé : seules les fréquences calculées avec au moins 10 relevés sont présentées et analysées.

Au delà de deux dimensions, l'effectif de l'échantillon doit être très grand pour que les estimations soient correctes : les observations sont en effet de plus en plus isolées et la fenêtre de calcul de plus en plus grande, au risque de biaiser les estimations. D'autre part, les frontières du

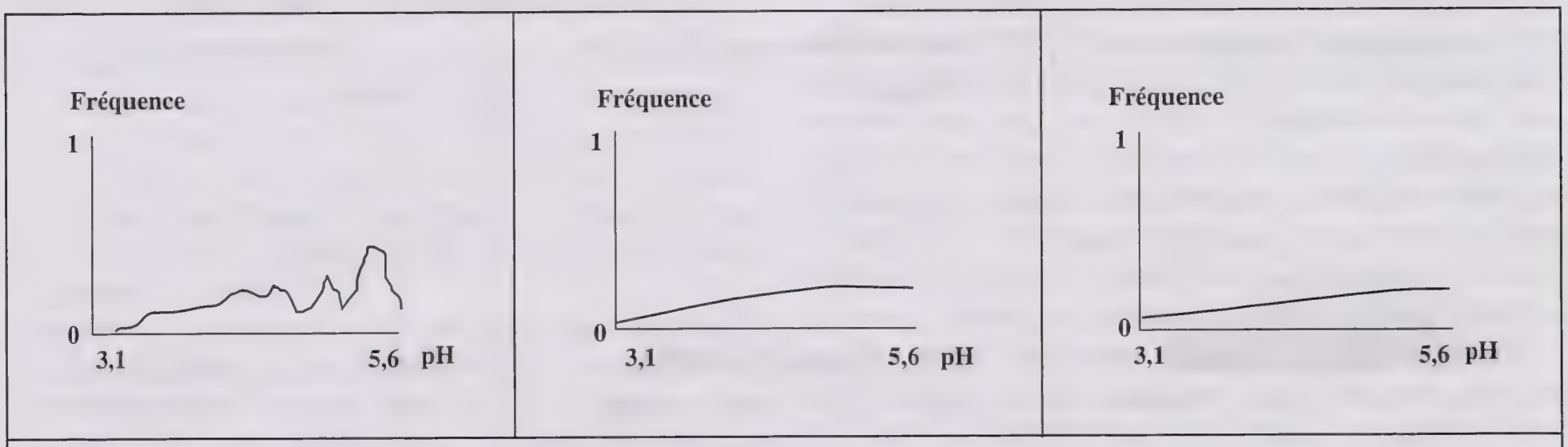


FIG. 1.– Influence de trois largeurs b de fenêtre sur la fréquence calculée d'*Anemone nemorosa* pour le pH. A gauche, b = 6 % de l'intervalle de pH analysé (0,26 unité de pH) ; au centre, b = 25 % de l'intervalle de pH analysé (1,04 unités de pH) ; à droite, b = 50 % de l'intervalle de pH analysé (2,08 unités de pH).
Influence of three bandwith b on the Anemone nemorosa *frequency vs pH. Left, b = 6 % of analysed gradient (0,26 pH unit); center, b = 25 % of analysed gradient (1,04 pH unit); right, b = 50% of analysed gradient (2,08 pH unit).*

Source : MNHN

domaine échantillonné deviennent plus longues et corrélativement les effets de bord plus gênants.

RÉALISATION DES CALCULS ET DES GRAPHES

Les calculs de fréquence pour les courbes de réponse à une dimension environnementale ont été réalisés avec le logiciel S-Plus sur station de travail. Ils ont également été programmés avec le langage macro du logiciel Excel. Les phases de préparation des tableaux floristiques, de représentation graphique et de calcul des résumés numériques (optimum et amplitude) ont également été programmés sous Excel. Le calcul des fréquences pour deux dimensions environnementales a été programmé en langage C sur station de travail*.

DISTRIBUTION DES DIFFÉRENTES CLASSES D'ABONDANCE EN FONCTION D'UN DESCRIPTEUR ÉCOLOGIQUE

DÉFINITION DES CLASSES D'ABONDANCE

La fréquence d'apparition des différentes notes d'abondance étant très variable, il a parfois été nécessaire de réaliser des regroupements. Plus précisément, ce sont les notes les plus élevées qui étaient absentes ou peu fréquentes. C'est pourquoi, pour chaque espèce, les notes d'abondance les plus fortes ont été regroupées de façon à créer une classe d'abondance contenant un nombre minimal de relevés. Pour cet article, ce nombre a été fixé un peu arbitrairement à 1 % des relevés soit 5. Les espèces sociales qui étaient présentes dans l'échantillon avec au moins 5 occurrences de la note 5 n'ont donc subi aucun regroupement. Par contre, un nombre inférieur a conduit à un regroupement entre les notes 4 et 5 si ces deux notes étaient présentes dans au moins 5 relevés. A l'extrême, l'ensemble des notes d'une espèce peu sociale ont été regroupées si la somme des occurrences des notes 1, 2, 3, 4 et 5 était inférieure à 5.

VISUALISATION DES RÉSULTATS

Pour représenter les profils des différentes classes d'abondance, le calcul des fréquences de la classe d'abondance la plus forte est réalisé pour chacune des 100 valeurs prédéterminées. Puis, le calcul est effectué pour cette classe et la classe d'abondance inférieure et ainsi de suite jusqu'au calcul, lors de la dernière étape, de la fréquence de l'ensemble des classes d'abondance.

Les distributions de chaque classe d'abondance dominance d'une espèce sont représentées sur un même graphique. Les profils écologiques résultants permettent de mettre en évidence la contribution de chaque classe à la formation du profil (FIG. 2).

L'analyse visuelle de ces profils est aisée. Les valeurs des fréquences sur une courbe correspondent aux fréquences de la classe concernée ainsi que des classes d'abondance plus forte. Par exemple, pour *Festuca altissima*, la courbe de fréquence de la note 3 correspond à la fréquence de l'espèce lorsque son recouvrement est supérieur à 25 %. De même, la surface comprise entre deux courbes correspond (aux approximations de lissage près) aux variations de fréquence de la classe d'abondance considérée. Ainsi, pour *Festuca altissima*, la surface grisée comprise entre les courbes des notes 3 et 4 correspond aux variations de fréquence de cette espèce lorsque son recouvrement varie de 25 à 50 % (BRAUN-BLANQUET, 1932).

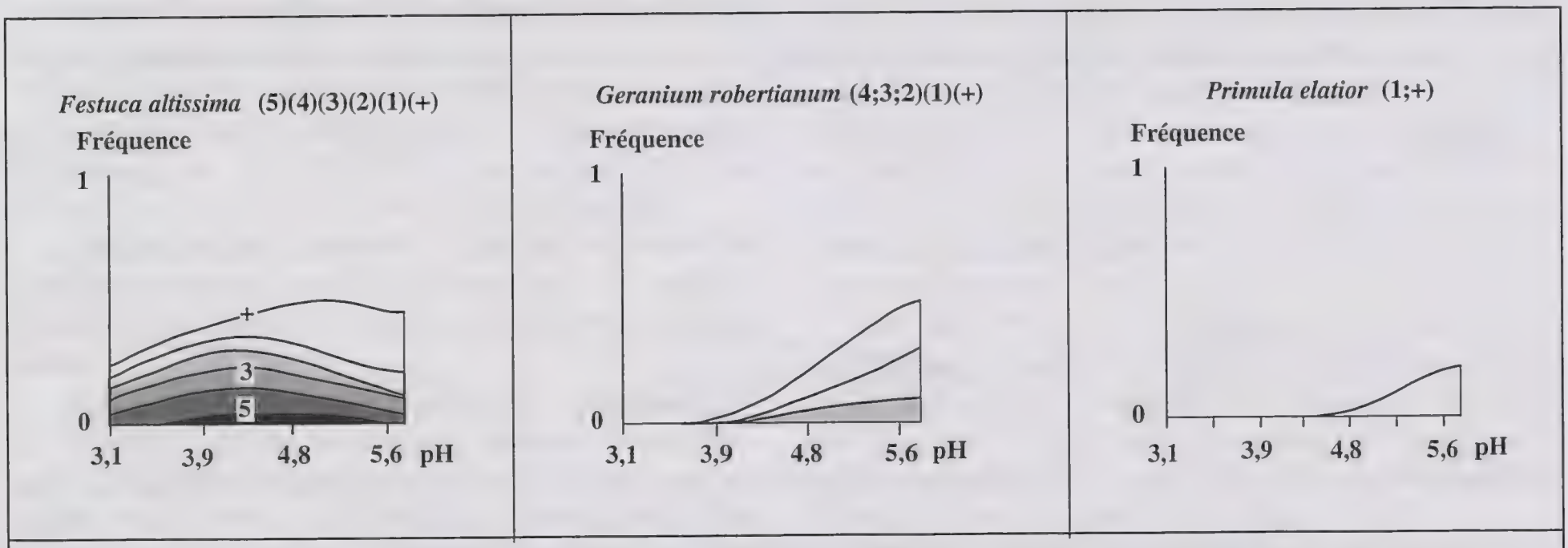


FIG. 2.– Profils écologiques de 3 espèces plus ou moins sociales vis-à-vis du pH eau de l'horizon A. Pour chaque graphe, le nom de l'espèce est suivi des notes d'abondance dominance qui permettent la formation des différentes courbes.

Ecological profiles of 3 more or less social species vs water pH. of soil's A horizon. Species names and classes of abundance values which are showed are above-mentioned.

* Les programmes sont disponibles auprès des auteurs.

Source : MNHN

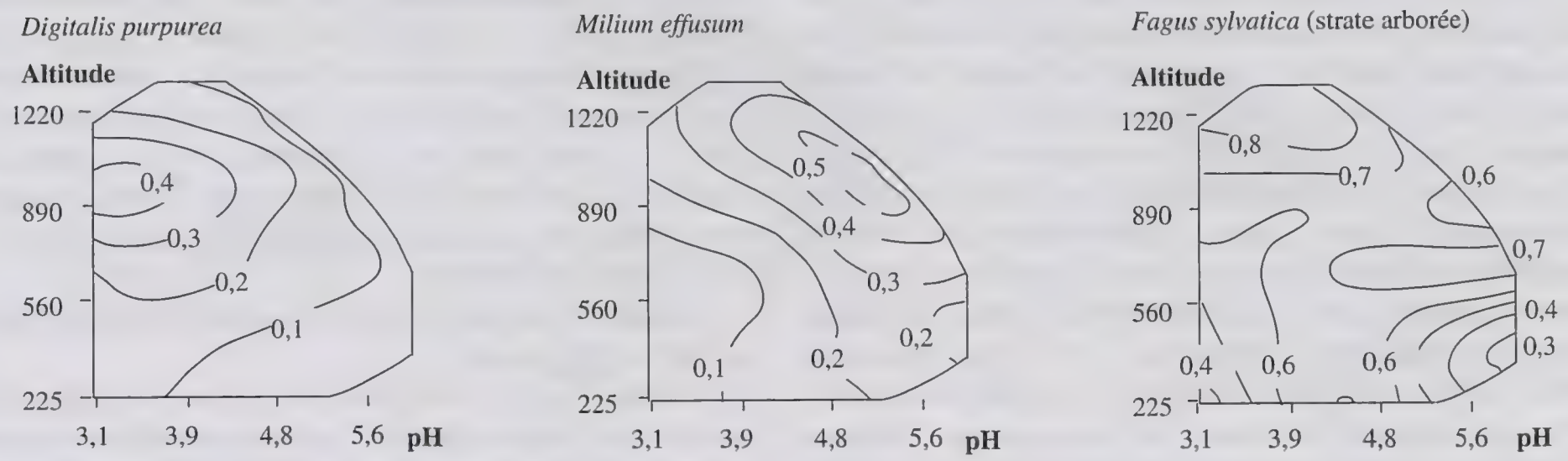


FIG. 3.– Profils écologiques de *Digitalis purpurea*, *Milium effusum* et *Fagus sylvatica* vis-à-vis du pH eau de l'horizon A du sol et de l'altitude.

Ecological profiles of Digitalis purpurea, Milium effusum *and* Fagus sylvatica *vs the soil's A horizon PH and the altitude.*

PROFILS ÉCOLOGIQUES À DEUX DIMENSIONS ET INTERACTION

Pour deux dimensions environnementales, l'interprétation graphique des profils permet de préciser l'influence de chaque facteur :

- lorsque l'espèce est indifférente vis-à-vis des deux variables, la fréquence est théoriquement homogène sur tout le profil, en pratique à quelques variations près.
- Lorsque seule la variable x a un effet sur l'espèce, les courbes d'isofréquence sont parallèles à l'axe des y ;
- lorsque seule la variable y a un effet sur l'espèce, les courbes d'isofréquence sont parallèles à l'axe des x ;
- lorsque les deux variables ont un effet sur l'espèce sans phénomène d'interaction, les courbes de niveau sont ovales avec un axe de plus grand allongement parallèle à l'axe x ou à l'axe y suivant l'importance respective des deux variables. Dans ce cas, quelle que soit la valeur d'une variable, l'optimum de l'espèce pour l'autre variable est le même.
- lorsqu'il y a interaction, les courbes sont orientées de façon oblique pour les cas simples. Elles peuvent présenter des variations locales pour les cas d'interaction plus complexe. Dans le premier cas, l'optimum de l'espèce pour un facteur varie linéairement avec l'autre facteur. Par contre dans les situations complexes, les variations locales de fréquence peuvent se traduire par des optimums locaux.

A titre d'exemple, les profils de trois espèces sont présentés figure 3.

Le profil de *Digitalis purpurea* par rapport au pH et à l'altitude présente des courbes d'isofréquence approximativement circulaires : les deux variables ont un effet sur l'espèce. Il n'y a pas de phénomène d'interaction.

L'axe de plus grand allongement du profil de *Milium effusum* selon le pH et l'altitude est oblique. Il existe un effet d'interaction entre les deux variables qui correspond à un effet de compensation de facteur : la fréquence maximale de l'espèce pour une valeur d'une variable dépend de la valeur prise par l'autre variable. Ainsi, à basse altitude (500 m), *Milium effusum* présente une fréquence maximale pour un pH de 5,4. Par contre, à 1 200 m, il présente une fréquence maximale pour un pH de 4,4.

Le profil de *Fagus sylvatica* au stade arboré illustre la diversité et la complexité possible des phénomènes d'interaction. Globalement, cette essence présente une légère préférence pour les pH médians et les altitudes élevées. Ceci reflète non seulement de réelles préférences écologiques de l'essence mais aussi l'action humaine et des phénomènes de compétition. L'analyse des variations de fréquence du Hêtre à altitude basse ou moyenne pour des pH médians à élevés permet de mettre en évidence ces phénomènes. Dans les milieux de pH élevé situés à basse altitude, le Hêtre subi la concurrence de deux essences : le Chêne sessile et le Charme : sa fréquence est faible. Dans les autres milieux situés à altitude faible ou moyenne, le Hêtre est soumis principalement à la concurrence d'une seule essence : le Chêne sessile à basse altitude, le Sapin à altitude moyenne. La fréquence du Hêtre est alors moyenne. Le creux de fréquence en milieu riche à basse altitude est donc imputable à un effet de compétition.

Source : MNHN

OPTIMUM ÉCOLOGIQUE

La notion d'optimum écologique d'une espèce pour une variable correspond à l'intervalle ou à la valeur de la variable pour laquelle la croissance de l'espèce est maximale. Il est possible de distinguer un optimum écologique potentiel (ou physiologique) d'un optimum réel. Tous deux correspondent à la zone du gradient pour laquelle le développement de l'espèce (mesuré généralement par une augmentation de biomasse) est maximal. L'optimum potentiel est déterminé en excluant les effets d'interaction entre espèces (compétition, allélopathie…) tandis que l'optimum réel est évalué en tenant compte de l'ensemble des facteurs (dont les facteurs biotiques) qui agissent sur l'espèce (DIERSCHKE, 1994). Comme le montre ELLENBERG (1996) pour les essences forestières, la prise en compte des phénomènes de compétition peut conduire à des optimums potentiels et réels très différents.

Par extension, la notion d'optimum a été assimilée à la valeur de la variable pour laquelle la fréquence de l'espèce dans les conditions naturelles est maximale (TER BRAAK & LOOMAN, 1986). C'est cette définition qui a été retenue dans cet article (FIG. 4).

Dans ce cas, l'optimum reflète la valeur du gradient qui correspond à la fréquence de survie maximale de l'espèce dans le contexte biotique et abiotique de la région étudiée.

D'un point de vue opérationnel, cette synthèse numérique est beaucoup plus manipulable que les profils écologiques. Elle peut être utilisée pour ordonner les espèces selon leurs préférences écologiques par rapport au facteur étudié. Les optimums mesurés peuvent également constituer une mesure formalisée de la valeur indicatrice des espèces utile pour déterminer la valeur d'une variable sur un site à partir de sa végétation (TER BRAAK & LOOMAN, 1986).

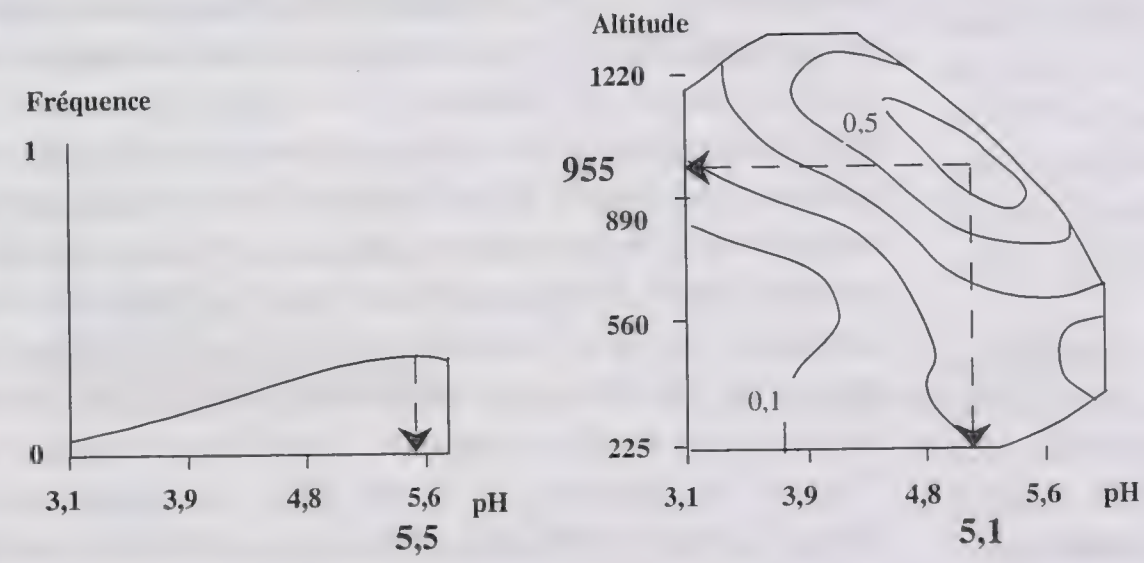


FIG. 4.– Optimum écologique de *Milium effusum* selon le pH (à gauche) et l'altitude et le pH (à droite).

Ecological optimum of Milium effusum *vs pH (left) and altitude and pH (right).*

AMPLITUDE ÉCOLOGIQUE

L'amplitude écologique d'une espèce est généralement définie comme l'intervalle d'une variable dans lequel la croissance de cette espèce est possible. Ici aussi, on distingue une amplitude potentielle qui correspond aux possibilités de croissance sans concurrence d'une amplitude effective qui correspond à l'amplitude de l'espèce se développant dans les conditions naturelles (DAGET & GODRON, 1982 ; DIERSCHKE, 1994).

L'indice d'amplitude que nous avons construit repose sur deux règles simples :

• Nous retenons un domaine de l'espace écologique où en tous points la fréquence de l'espèce est supérieure à celle des points du domaine non retenu (FIG. 5). Eventuellement, ce domaine est constitué de parties disjointes.

• Nous retenons un domaine qui correspond à une part de distribution égale pour toutes les espèces. La part de distribution conservée est choisie par le réalisateur de l'étude et peut être égale, par analogie avec les statistiques non paramétriques, à 50 ou 80 % de la distribution.

Ces deux règles permettent d'éliminer l'effet d'occurrences exceptionnelles et de retenir, pour la définition de l'amplitude, l'intervalle du domaine étudié le plus favorable pour l'espèce (dans les conditions de milieu et de compétition analysées). Dans ce domaine, la fréquence de l'espèce est supérieure à un seuil dont la valeur est propre à chaque taxon (FIG. 6).

Finalement, l'indice est obtenu par standardisation, pour permettre des comparaisons d'amplitude d'une variable à l'autre et pour différents pourcentages de distribution retenus. La valeur A de l'amplitude écologique est alors égale à :

$$A = \frac{e}{E * Z}$$

où e correspond à l'étendue du domaine retenu, représentant Z % de la distribution ;

E représente l'étendue du domaine analysé ;

Z correspond au pourcentage de la distribution retenu pour le calcul de l'amplitude.

La valeur de l'amplitude écologique ainsi définie varie théoriquement d'une valeur proche de 0 si l'espèce a une amplitude très étroite à 1 si l'espèce est parfaitement ubiquiste. La valeur est d'autant plus faible que la courbe est "resserrée" et donc que la gamme de milieux exploitée par l'espèce est réduite.

Source : MNHN

FIG. 5

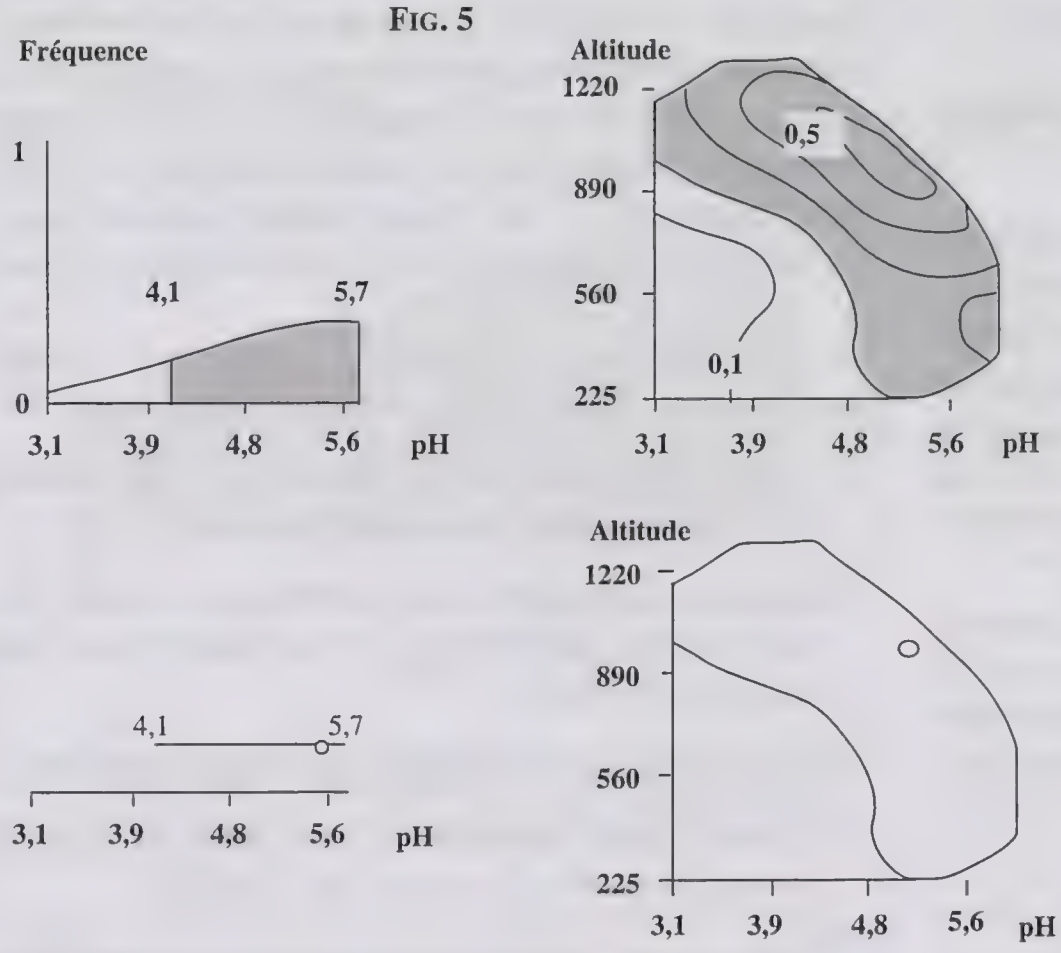


FIG. 5.– Amplitude écologique de *Milium effusum* pour respectivement une et deux variables environnementales. La part de distribution retenue pour le calcul de l'amplitude est égale à 80 % (la position de l'optimum est également mentionnée).

Ecological width of Milium effusum *for respectively one and two environmental variables.The part of distribution used for calculations is equal to 80 % (the optimum position is also showed).*

FIG. 6

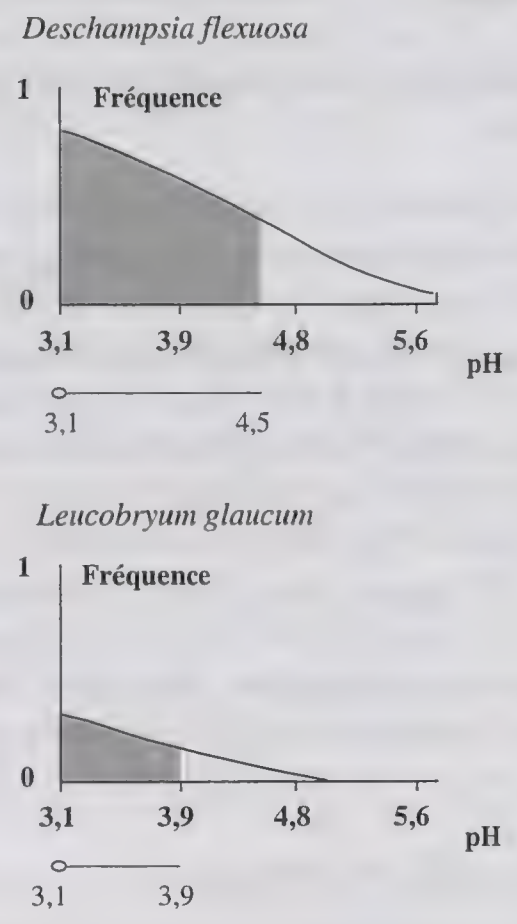


FIG. 6.– Amplitude écologique de deux espèces (*Deschampsia flexuosa* et *Leucobryum glaucum*) de probabilités d'occurrence différentes.

*Ecological amplitude of two species (*Deschampsia flexuosa *and* Leucobryum glaucum*) which have different occurrence probabilities.*

DISCUSSION

ABONDANCE DES ESPÈCES

L'étude du comportement des espèces en fonction d'une variable écologique est souvent basée soit sur l'étude des variations de fréquence, soit sur celle des variations d'un indice d'abondance ou de biomasse. La distribution des espèces dans la nature, avec une fréquence importante des absences, rend difficile l'étude simultanée de ces deux aspects. Plusieurs approches semblent avoir été employées pour résoudre ce problème :

i) des calculs de fréquences ont été effectués sans prise en compte de l'abondance (DAGET & GODRON, 1982 ; LE TACON & TIMBAL, 1973) ;

ii) des calculs de variation d'abondance sont effectués sans tenir compte des absences (PALMER & DIXON, 1990) ;

iii) des calculs sont effectués en considérant l'absence comme une valeur non différenciée de l'indice d'abondance (ODLAND *et al.,* 1995 ; HUISMAN *et al.,* 1993) ;

iv) la présence est pondérée par un indice d'abondance (DAGET & GODRON, 1982) ;

v) enfin, des calculs de fréquence sont effectués pour chaque seuil d'abondance (MANDIN, 1992).

Les deux premières solutions laissent de côté un aspect du problème. Les deux suivantes confondent la notion de probabilité de présence et celle d'abondance dans l'expression des résultats. De ce fait, elles ne permettent pas de différencier des phénomènes biologiques sous-jacents à chaque concept. Ainsi, calculé à partir de son abondance, l'optimum pour le pH de *Festuca altissima* serait proche de 4,5 (FIG. 1). Par contre son optimum de fréquence est voisin de 5. Le faible recouvrement de l'espèce pour les pH élevés peut être expliqué par un phénomène de compétition. Les relevés contiennent en effet 14 et 21 espèces en moyenne pour des pH respectifs de 3,5 et 5,5. Cet effet de la compétition, qui influe fortement sur l'abondance de l'espèce et peu sur sa présence, n'est pas visible avec les indices composites.

La présentation adoptée ici est analogue à celle de MANDIN (1992). Comme elle, elle différencie l'abondance de la fréquence. Elle s'en différencie cependant par une

Source : MNHN

préparation des données qui permet d'étudier l'ensemble des espèces et par une présentation graphique différente.

FORME DES COURBES DE RÉPONSE ET INTERACTION

La forme des courbes de réponse des espèces, ainsi que l'effet de plusieurs facteurs écologiques sur leur comportement constituent quelques uns des divers problèmes actuels de la théorie des gradients écologiques (AUSTIN & SMITH, 1989 ; AUSTIN & GAYWOOD, 1994). L'estimation par noyau, qui permet d'observer les données sans modéliser la forme des courbes de réponse *a priori*, complète utilement l'approche logistique pour étudier ces problèmes.

Elle permet notamment, comme en témoigne l'exemple du comportement du Hêtre sur la figure 3, de mettre en évidence des phénomènes complexes, très difficiles à modéliser, d'interaction ou de compétition interspécifique liés à des milieux particuliers.

RÉSUMÉS SYNTHÉTIQUES

La définition de l'optimum écologique adoptée ici est assez classique. L'avantage procuré par l'estimation par noyau sur la méthode des profils écologiques est de fournir une valeur de l'optimum plutôt qu'une classe optimale.

Par rapport à la régression logistique, l'utilisation de la méthode par noyau permet de définir un optimum pour toutes les espèces. En effet, pour formaliser la notion d'optimum, la régression logistique nécessite de modéliser la probabilité de présence d'une espèce par une équation polynomiale d'ordre 2 (courbe en cloche). Or, dans notre échantillon, une minorité d'espèces présente une courbe de réponse de ce type. Les autres espèces, non indifférentes au pH, ont leur optimum à l'une ou à l'autre des extrémités de la distribution. Dans ce cas, le terme en x^2 n'est plus significatif du point de vue statistique et la distribution doit être modélisée par une courbe monotone. Imposer un modèle en cloche, même s'il n'est pas significatif, fournit, pour les espèces concernées, des résultats décevants. Par exemple, le pH optimum de *Polytrichum formosum* est égal à -22,6. Cet argument a conduit certains auteurs employant la régression logistique à utiliser pour optimum la valeur minimale ou maximale du gradient analysé pour les espèces à courbes de réponse monotones respectivement décroissante et croissante (ODLAND *et al.*, 1995). Dans ce cas, la définition adoptée par ces auteurs est comparable à celle définie dans cet article.

Diverses approches peuvent être utilisées pour évaluer l'amplitude écologique des espèces. La mesure la plus simple correspond à l'intervalle du gradient dans lequel l'espèce est présente (DAGET & GODRON, 1982). Des approches comparables aux mesures de dispersion utilisées en statistiques comme l'intervalle du gradient qui correspond à l'écart-type d'une distribution (TER BRAAK & LOOMAN, 1986) ou à son intervalle interquartile, sont également possibles. L'intervalle du gradient qui correspond aux valeurs de fréquence supérieures à un seuil absolu (fréquence > n %) ou relatif (fréquence > n % du la fréquence maximale) a également été proposé (HUISMAN *et al.*, 1993). Enfin, les valeurs de divers indices comme ceux de SHANNON ou de SIMPSON peuvent être utilisés (HUISMAN *et al.*, 1993)

Par rapport à ces différentes approches, l'indice proposé présente au moins l'un des avantages suivants :

- il permet de calculer une amplitude écologique par rapport à plusieurs variables prises simultanément ;
- il ne peut correspondre à des valeurs non réalistes du gradient (valeurs inférieures ou supérieures aux valeurs extrêmes observées) ;
- il est insensible aux variations des valeurs extrêmes ;
- le calcul d'une amplitude est possible quelle que soit la forme de la courbe de réponse de l'espèce ;
- il permet une représentation graphique localisée dans l'espace des variables qui correspond aux valeurs de fréquences les plus élevées et respecte l'éventuelle dissymétrie de la distribution ;
- il permet la comparaison de l'amplitude d'espèces différentes. Il est ainsi possible, comme l'ont fait CHESSEL *et al.* (1982) et THIOULOUSE & CHESSEL (1992) par d'autres méthodes, d'illustrer les chevauchements d'amplitude et l'ordination des espèces vis-à-vis des descripteurs environnementaux ;
- enfin, la comparaison des indices des espèces pour plusieurs variables est possible.

Cette mesure semble donc adaptée aux divers objectifs biologiques auxquels doit répondre un indice d'amplitude écologique.

CONCLUSION

Les outils proposés présentent divers inconvénients dont les principaux sont inhérents à la méthode de lissage. En particulier, la précision de la méthode est difficile à évaluer quantitativement et on ne dispose pas d'intervalle de confiance ou de tests statistiques qui permettraient de comparer deux courbes de fréquences. D'autre part, le choix des paramètres préalables aux calculs et à l'analyse des distributions a des conséquences sur l'allure des profils écologiques et donc sur les valeurs de l'optimum et de l'amplitude. Par ailleurs, la part de la distribution retenue pour la définition de l'amplitude écologique influence elle aussi les résultats. Il convient donc de réaliser ces choix de façon écologiquement et mathématiquement réfléchie.

Source : MNHN

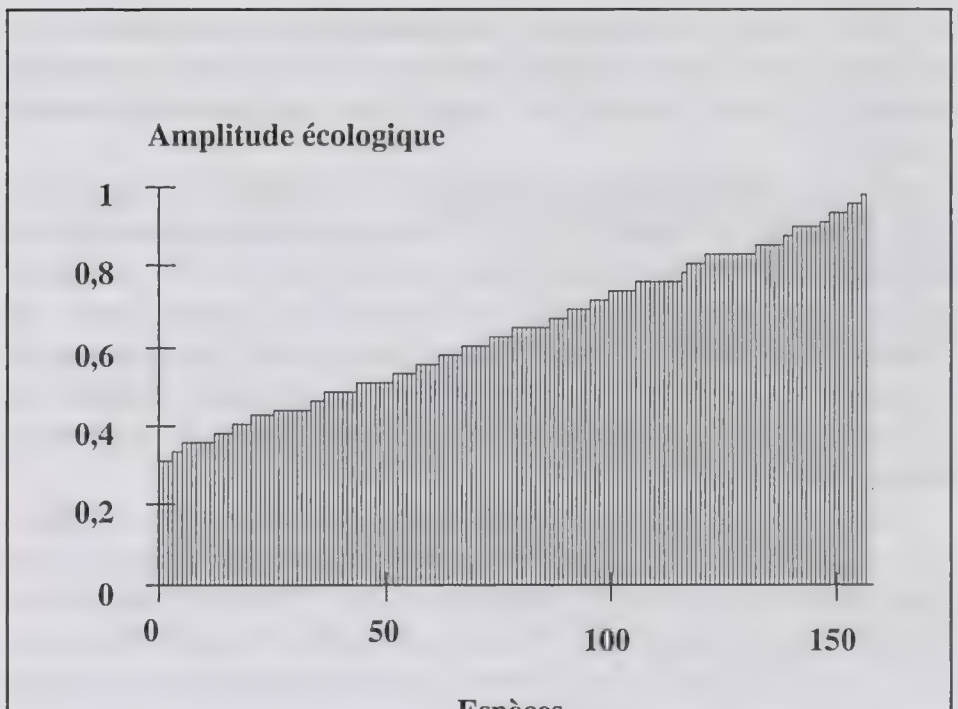


FIG. 7.– Amplitudes écologiques des 157 espèces étudiées suivant le pH. Les espèces sont ordonnées par amplitude écologique croissante.

Ecological widths of the 157 studied species vs pH. Species are ordered according to their ecological width.

Cependant, malgré ces difficultés, l'approche présentée permet des applications pratiques utiles. L'optimum et l'amplitude écologique peuvent être employés pour la définition des espèces indicatrices. Contrairement aux profils écologiques classiques, les valeurs de l'amplitude permettent de classer aisément les espèces en fonction de leur caractère indicateur. Il est ainsi facile de définir des espèces à faible amplitude, amplitude moyenne ou à large amplitude. Les valeurs chiffrées de l'amplitude mettent d'autre part en évidence d'éventuels seuils entre ces différentes catégories. Ainsi, dans l'exemple étudié, il n'existe pas de seuil entre espèces à faible et espèces à large amplitude vis-à-vis du pH (FIG. 7).

D'un point de vue plus fondamental, les distributions de fréquence des espèces vis-à-vis d'un ou de deux facteurs environnementaux correspondent à la niche réalisée de ces espèces vis-à-vis de ce ou ces facteurs (AUSTIN, 1987 ; WESTMAN, 1991). Le calcul de l'optimum écologique défini dans cet article permet de connaître la zone optimale de la niche et sa position écologique. L'estimation de l'amplitude constitue, dans ce contexte, une évaluation de l'étendue de la niche. Elle permet de définir objectivement les espèces sténooeciques ou euryeuciques pour un ou plusieurs facteurs. La localisation de l'étendue de la niche sur l'espace de la ou des deux variables analysées rend possible le calcul du recouvrement entre niches d'espèces différentes. Par les possibilités d'observation sans modélisation *a priori* qu'ils offrent, les outils présentés permettent donc de mieux appréhender l'autécologie des espèces végétales vis-à-vis des facteurs environnementaux.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement Jean-Christophe HERVÉ, Laurent BERGES, Catherine GAUZELIN et Jean-Claude RAMEAU pour leurs suggestions concernant la forme ou le fond de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

AUSTIN, M.P., 1987.– Models for the analysis of species' response to environmental gradients. *Vegetatio*, 69 : 35-45.

AUSTIN, M.P., CUNNINGHAM, R.B. & FLEMMING, P.M., 1984.– New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting proccedures. *Vegetatio*, 55 : 11-27.

AUSTIN, M.P., SMITH, T.M., 1989.– A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83 : 35-47.

AUSTIN, M.P., GAYWOOD, M.J., 1994.– Current problems of environmental gradients and species response curves in relation to continuum theory. *J. Veg. Sci.*, 5 : 473-482.

BRAUN-BLANQUET, J., 1932.– *Plant sociology*. Mc Graw Hill, New York : 439 p.

CHESSEL, D., LEBRETON, J.D. & PRODON, R., 1982.– Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. *C. R. Acad. Sc.* Paris, t. 295, Série III : 83-88.

DAGET, P. & GODRON, M., 1982.– *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris : 163 p.

DIERSCHKE, H., 1994.– *Pflanzensociologie*. Ulmer, Stuttgart : 683 p.

ELLENBERG, H., 1996.– *Vegetation Mittleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart : 1096 p.

GAUTHIER, B., GODRON, M. & HIERNAUX, P., 1977.– Un type complémentaire de profil écologique : le profil écologique indicé. *Can. J. Bot.*, 55, 23 : 2859-2865.

GÉGOUT, J.C., 1995.– *Étude des relations entre les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges*. Thèse de l'université de Nancy 1, Nancy : 215 p. + annexes.

GOUNOT, M., 1969 .– *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris : 314 p.

HUISMAN, J., OLFF, H. & FRESCO, L.F.M., 1993.– A hierarchical set of models for species response analysis. *J. Veg. Sci.*, 4 : 37-46.

LE TACON, F. & TIMBAL, J., 1973.– Valeurs indicatrices des principales espèces végétales des hêtraies du nord-est de la France vis-à-vis du type d'humus. *Rev. For. Fr.*, XXV, 4 : 269-282.

MANDIN, J.P., 1992.– Optimum de préférence et optimum de développement d'espèces végétales, en conditions naturelles. Exemples dans le vivarais méridional (Ardèche, France). *Bull. Ecol.*, 23, 3 : 151-162.

ODLAND, A., BIRKS, H.J.B., LINE, J.M., 1995.– Ecological optima and tolerances of Thelypteris limbosperma, Athyrium distentifolium, and Matteuccia struthiopteris along environmental gradients in Western Norway. *Vegetatio*, 120 : 115-129.

PALMER, M. W., DIXON, P.M., 1990.– Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *J. Veg. Sci.*, 1 : 57-65.

RUPPERT, D., SHEATHER, S.J. & WAND, M.P., 1995.– An effective bandwith selector for local least squares regression. *JASA*, 90, 432 : 1257-1270.

SAPORTA, G., 1990.– *Probabilités, analyse des données et statistiques*. Technip, Paris : 493 p.

STATISTICAL SCIENCES, 1993.– *S-PLUS User's Manual*. Version 3.2. Stat Sci. a Division of Math Soft, Inc., Seattle.

Source : MNHN

TER BRAAK, C.J.F. & LOOMAN, C.W.N., 1986.– Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. *Vegetatio*, 65 : 3-11.

THIOULOUSE, J. & CHESSEL, D., 1992.– A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, 73, 2 : 670-680.

WESTMAN, W.E., 1991.– Measuring realized niche spaces : climatic response of chaparral and coastal sage scrub. *Ecology*, 72, 5 : 1678-1684.

WHITTAKER, R.H., 1967.– Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.*, 49 : 207-264.

WORTON, B.J., 1989.– Kernel methods for estimating the utilization distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70, 1 : 164-168.

YEE, T.W. & MITCHELL, N.D., 1991.– Generalized additive models in plant ecology. *J. of Veg. Sci.*, 2 : 587-602.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The study of variations in species distribution frequency in relation to values along an environmental gradient are usually based on ecological profiles. The graphical representation of the frequency of each class allows the immediate appreciation of the species autecology concerning the analysed factor.

This paper aims at underlining the value of an approach recently introduced in ecology - kernel estimation - to further the study of plant behaviour in relation to one or several ecological factors.

Kernel estimation is based on the calculation of a species frequency for every value x of a quantitative variable, with the species presences and absences in the quadrats which display a gradient value close to x. The relative importance of the quadrats in this calculation decreases as their gradient value departs from x. With this method, it is possible to estimate frequencies in relation to either one or two variables and to plot them graphically in either two or three dimensions, respectively.

This method was applied to the study of the behaviour of forest species in the Vosges mountains (North-East France), first in relation to the pH of the A soil horizon and then in relation to this same variable combined with altitude. The determination of the species responses to these environmental gradients used 473 field community samples in which floristic and ecologic data were recorded simultaneously.

The kernel estimation method provides ecological profiles displaying the variations in frequency of the different abundance classes of species along an environmental gradient (FIG. 2). The frequency curve of a class corresponds to the frequency of a species when its abundance is superior or equal to this class's grade. The surface area included between two frequency curves corresponds to the species' frequency when its abundance is intermediate between the two corresponding grades.

In addition to variations of abundance along the gradient, the kernel estimation can also reveal the various interaction effects of two environmental variables on species frequency. These are directly discernible on three-dimensional ecological profiles. The lack of interaction effects is characterized by oval isofrequency curves of which the main axis runs parallel to one of the environmental axes. A simple interaction effect produces oval isofrequency curves with an oblique axis. Complex interaction effects produce profiles with local frequency variations. *Milium effusum* and *Fagus sylvatica* (FIG. 3) respectively constitute examples of a simple and a complex interaction effect of factors.

Moreover, the results obtained through the kernel approach can be used to determine synthetic indexes corresponding to the ecological optimum and amplitude of a species. Optimum is defined as the variable value which corresponds to the ecological profile's mode (fig. 4). A new formulation of the ecological amplitude is proposed: it is equal to the interval at which the species frequency is at its maximum, and which corresponds to a defined part of the distribution (fig. 5). These definitions of the ecological optimum and amplitude have the advantages of: i) allowing the calculation of indexes relative to several variables; ii) allowing a graphical representation in relation to one or more variables; iii) providing synthetic values for each index, usable in numerical calculations.

The use of these tools helps better understand the behaviour of species and the effects of environmental factors on this behaviour. This allows the definition, on objective grounds, of the bioindicative value of plant species. Lastly, it is be possible to estimate precisely the ecological niches of the species in relation to the studied factors.

Source : MNHN

Ecologie, t. 29 (3) 1998 : 483-492

MODIFICATIONS TEXTURALES DES SOLS ALLUVIAUX DE LA SARINE (SUISSE) PAR LES BRYOPHYTES*

Claire ARNOLD & Jean-Michel GOBAT

Laboratoire d'écologie végétale, Institut de botanique - 11, rue Emile Argand
CH-2007 Neuchâtel 7, Suisse (claire.arnold@bota.unine.ch)

SUMMARY
(original scientific paper)

INFLUENCE OF BRYOPHYTES ON THE PARTICLE-SIZE DISTRIBUTION OF FLUVIOSOLS (SARINE RIVER - SWITZERLAND).
Thirteen species of bryophytes of two different alluvial steppes of the Sarine river (Switzerland) have been compared in their ability to filter minute organical and mineral particles carried by the water. Four of them, Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus *and* Homalothecium lutescens *representing four different kind of processes, are presented in detail. A particle - size analysis of the first few centimetres of the soil showed the relative proportions of sand, silt and clay trapped by the stems and leaves of the different mosses. This analysis also showed the differences with the underlying substrate. The height of the mosses, but also their morphology, control their filtering capacity. Bryophytes accelerate pedogenesis on both coarse and fine original substrate because of a feedback positive or negative according to the substrate, that leads to convergent and matured characteristics of organo-mineral horizon.*

KEY WORDS: Fluviosols - Particle-size distribution - Texture - Bryophytes - Initial pedogenesis - Switzerland.

RÉSUMÉ
(travail original)

Treize espèces de bryophytes de deux terrasses alluviales steppiques de la Sarine (Suisse) ont été comparées dans leur capacité de rétention des particules fines minérales ou organiques transportées par l'eau. Quatre d'entre elles, Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus *et* Homalothecium lutescens, *choisies pour leur représentativité de l'ensemble, sont présentées en détail. Une granulométrie effectuée sur les premiers centimètres du sol montre les proportions relatives de sables, limons et argiles piégées par les tiges et feuilles des différentes mousses, ainsi que les changements observés par rapport au substrat sous-jacent. La hauteur des mousses mais aussi leur morphologie contrôlent cette capacité de filtration. Ainsi, que ce soit sur substrat originel grossier ou fin, les bryophytes accélèrent la pédogenèse, grâce à une rétroaction positive ou négative suivant le type de substrat, aboutissant à la convergence et à un début de maturation des caractères de l'horizon organo-minéral.*

MOTS CLÉS : Sols alluviaux - - FLUVIOSOLS - Granulométrie - Texture, bryophytes - Pédogenèse initiale - Suisse.

INTRODUCTION

Les publications traitant de la formation des sols mettent bien en évidence le rôle de la végétation et des microorganismes dans les étapes initiales de la pédogenèse, pour lesquelles l'apport de matière organique ou la régulation des altérations minérales par les bactéries, les lichens, les algues et les mousses sont primordiales (BERTHELIN, 1977 ; BERTHELIN & BELGY, 1979 ; BERTHELIN *et al*, 1994). Si les actions chimiques de ces végétaux "inférieurs" sont bien connues, il n'en va pas de même du point de vue physique, sauf en ce qui concerne leur capacité de régulation du régime hydrique ou du microclimat, particulièrement après une perturbation (FROMENT, 1975 ; MATTHEY, 1993). Cependant, les modifications texturales ou structurales que peut subir la surface du sol après sa colonisation par ces premiers organismes sont rarement signalées.

* Manuscrit reçu le 23 septembre 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 17 juillet 1998.

Source : MNHN

Chez les plantes supérieures, de nombreux cas sont décrits, allant de la rétention des poussières transportées par les vents (LEEDER, 1988 ; KENNETH HAMBLIN, 1992) à l'effet filtre des bosquets de saules ou des graminées dans la rétention de particules fines lors des crues alluviales (CARLING, 1992 ; AMOROS & PETTS, 1993 ; DAVID ALLAN, 1995). Cette dernière propriété est d'ailleurs utilisée à des fins de revitalisation des cours d'eau, en favorisant certaines plantations (HARPER & FERGUSON, 1995).

Mais, à notre connaissance et en zone alluviale, jamais ce phénomène n'avait été décrit à l'échelle des quelques centimètres que représentent les mousses. Il s'agit pourtant là d'une étape initiale importante de la pédogenèse, en particulier en zone alluviale, car elle permet le blocage au sol, souvent sur des surfaces assez grandes, des particules fines essentielles à la fixation de la matière organique et à la formation ultérieure du complexe argilo-humique. Seuls quelques travaux sur les bryophytes des déserts mentionnent le rôle physique des mousses dans la stabilisation des dunes de sable et la création des sols (BIRSE & GIMINGHAM, 1954 ; DANIN, 1978 ; MOORE & SCOTT, 1979 ; SCOTT, 1982) ; ce système présente de nombreuses analogies avec les terrasses alluviales (faible degré d'altération et nature minérale du dépôt, régime hydrique à forte dessiccation, mobilité du substrat).

Cette approche d'un rôle pédologique des mousses complète également les connaissances encore très succinctes de l'écologie des bryophytes, généralement orientées vers les problèmes de pollution (SAROSIEK *et al.*, 1978 ; CRAMER, 1992).

Dans ce travail, treize espèces de bryophytes de deux terrasses alluviales steppiques de la Sarine ont été comparées dans leur capacité de rétention des particules fines minérales ou organiques transportées par l'eau. Quatre d'entre elles, choisies pour leur représentativité de l'ensemble, sont présentées en détail. Les conséquences pour l'orientation des premières étapes de la pédogenèse sont discutées.

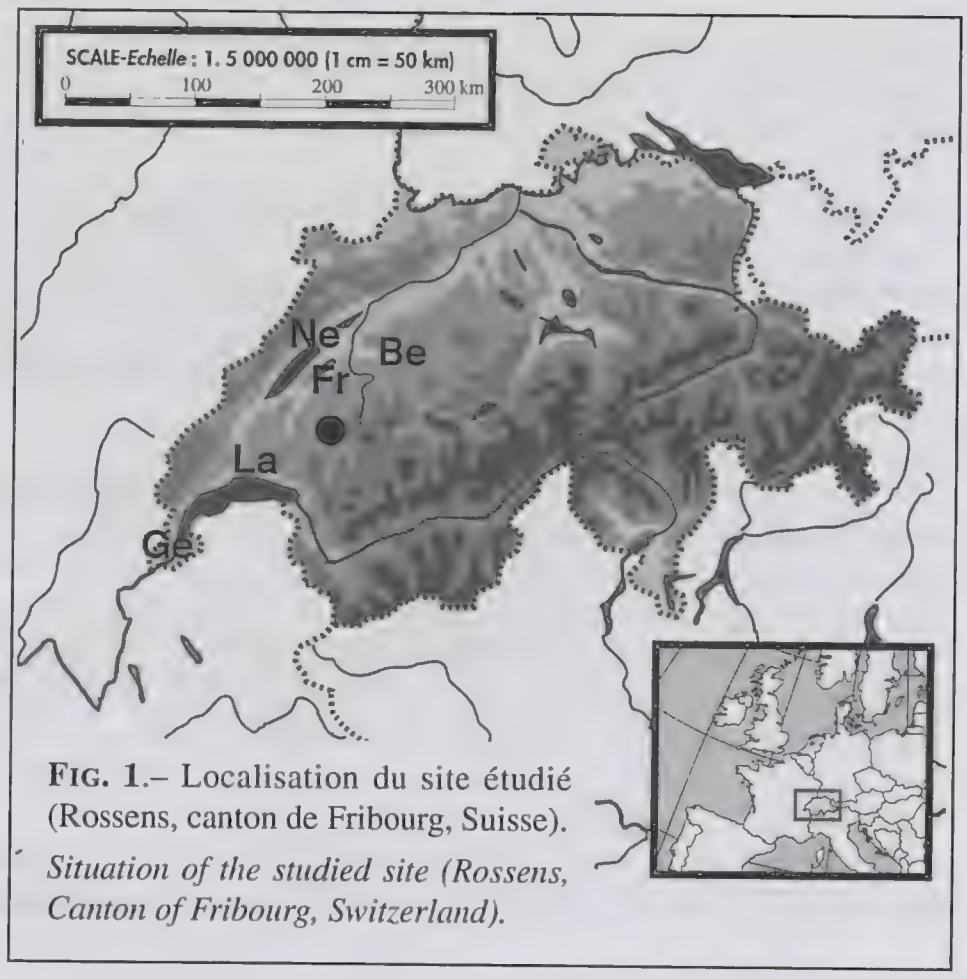


FIG. 1.– Localisation du site étudié (Rossens, canton de Fribourg, Suisse).
Situation of the studied site (Rossens, Canton of Fribourg, Switzerland).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITES ET SOLS ÉTUDIÉS

Le cours de la Sarine entre Rossens et Hauterive compte 16 steppes alluviales, répertoriées lors de la cartographie des zones alluviales d'importance nationale (GALLANDAT *et al.*, 1993). Notre choix s'est porté sur deux sites localisés respectivement à 2,6 km et 3 km en aval du barrage de Rossens (fig. 1). Le degré de recouvrement des ligneux, la luminosité au sol et la position des sites par rapport au lit mineur ont été les principaux critères du choix. Le premier site se trouve dans un large chenal emprunté par le courant lors des crues, le substrat y est grossier, alors que le second site a une position latérale par rapport aux crues et le substrat y est fin.

Une quarantaine d'espèces muscinales colonisent la surface du sol. Les étendues non couvertes par la végétation arbustive ou arborescente sont dominées principalement par *Tortella inclinata*, *Bryum caespiticium* et *Barbula reflexa*, mais on y trouve aussi les autres espèces typiques du *Tortelletum inclinatae* (VON HUBSCHMANN, 1986). Les bryophytes localisées sous les arbres et les arbustes font partie de l'*Eurynchion striatii* (VON HUBSCHMANN, 1986), alliance regroupant des espèces typiquement forestières tels *Eurynchium striatum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus* ou *Homalothecium lutescens*. Leur présence reflète d'ailleurs l'incontestable progression de la forêt sur ces milieux pionniers.

ÉCHANTILLONNAGE

La typologie des groupements muscinaux des steppes alluviales (ARNOLD, 1994) a montré que, dans les meilleurs cas, une surface d'un décimètre carré pouvait contenir plus d'une dizaine d'espèces vivant côte à côte. Cependant les surfaces à faible densité d'espèces sont les plus fréquentes ; nous y avons effectué nos échantillonnages. L'étude détaillée des premiers centimètres de sol (microprofils) sous les bryophytes apparaît déterminante pour expliquer les raisons précises de leur répartition. Les quatre espèces choisies sont : *Tortella inclinata* et *Barbula reflexa* pour les espèces des zones ouvertes, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens* pour les zones couvertes.

L'échantillonnage, focalisé sur les espèces muscinales et non sur les types de substrat, s'est fait de la manière suivante :

Source : MNHN

- choix d'une à trois surfaces monospécifiques représentatives de l'espèce muscinale retenue, sur la base de sondages préliminaires effectués au moyen d'une petite pelle sur l'ensemble des sites.
- récolte de la plante et des particules de terre emprisonnées dans les rhizoïdes et les feuilles, sur une surface d'environ un décimètre carré.
- récolte des horizons sous-jacents jusqu'à l'horizon C y compris.

Dans la figure 3, le niveau "0" du sol a été fixé arbitrairement à la base des bryophytes en décomposition mais tenant encore entre elles. En raison de l'accumulation progressive de particules minérales, la première couche du "sol nouveau" se forme au-dessus de ce niveau "0". Nous l'avons nommé I, subdivisé en Ia (matériel minéral piégé dans les végétaux vivants) et Ib (matériel minéral piégé dans les végétaux morts). La première couche de "l'ancien sol", où les restes végétaux ne sont plus cohérents, est nommée II, et la sous-jacente III.

GRANULOMÉTRIE

L'analyse granulométrique s'est faite par tamisage humide en continu (LÉVESQUE & DINEL ; 1977, GOBAT *et al.*, 1991) de l'ensemble du substrat et non de la seule terre fine (< 2000 µm), de manière à considérer également les fractions grossières (graviers). Les fractions de plus de deux centimètres (cailloux, blocs) ont été écartées dès le

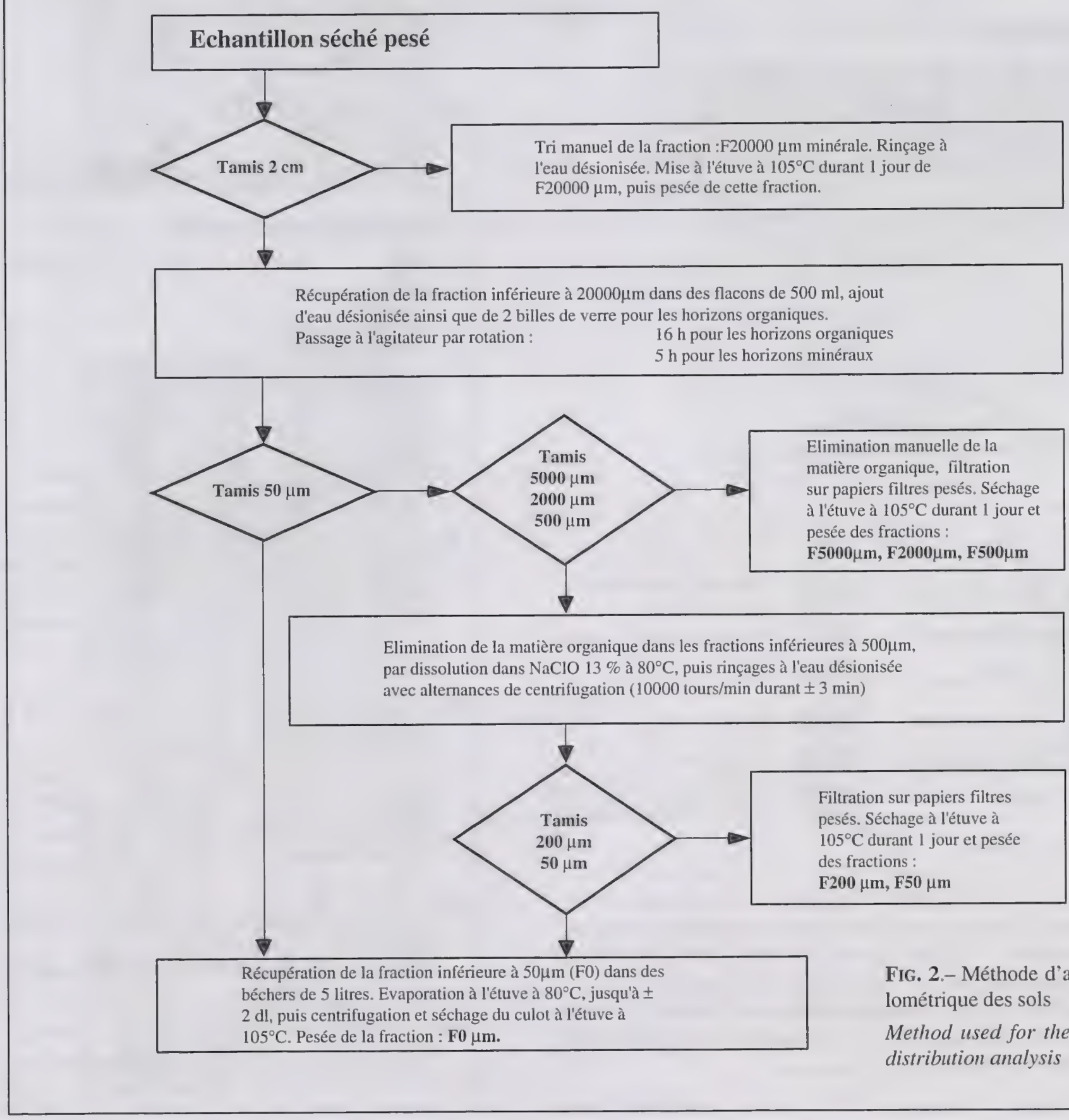
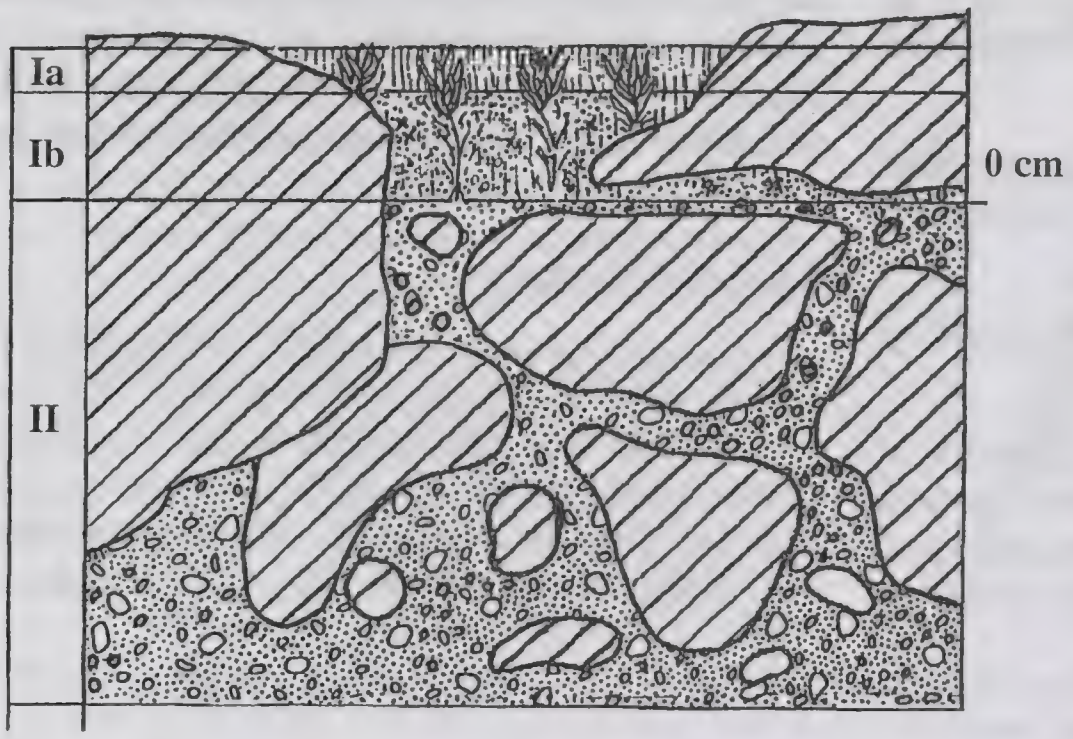


FIG. 2.– Méthode d'analyse granulométrique des sols

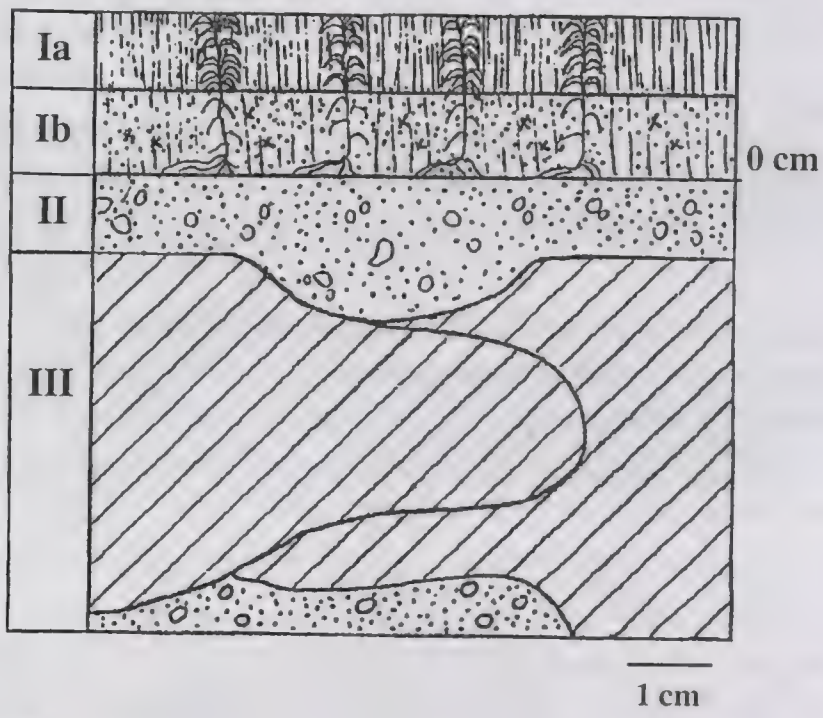
Method used for the particle-size distribution analysis

Source : MNHN

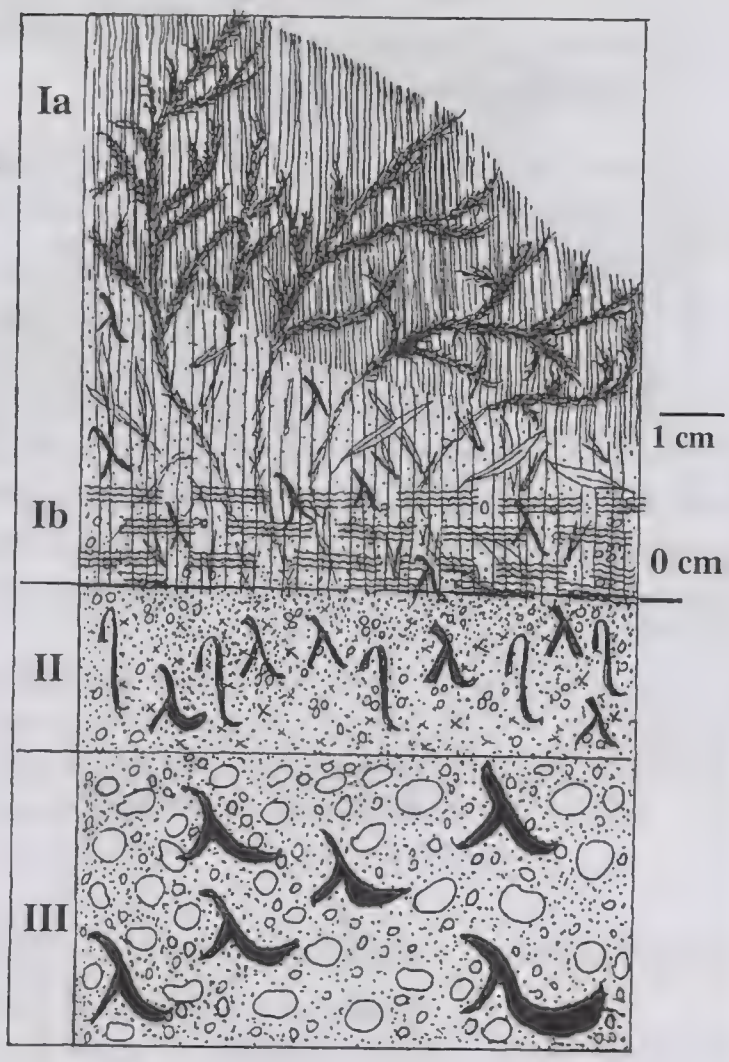
B. *Tortella inclinata*



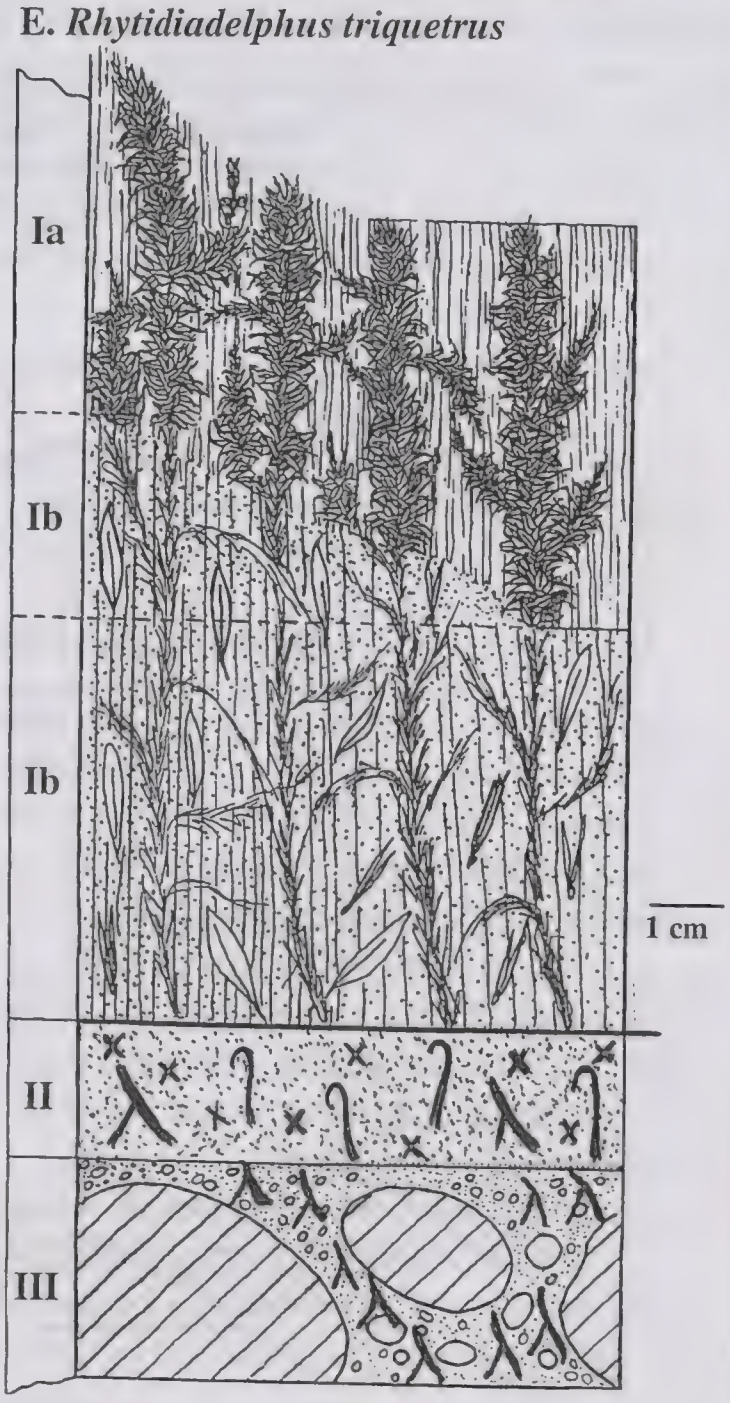
C. *Barbula reflexa*



D. *Homalothecium lutescens*



E. *Rhytidiadelphus triquetrus*



A.

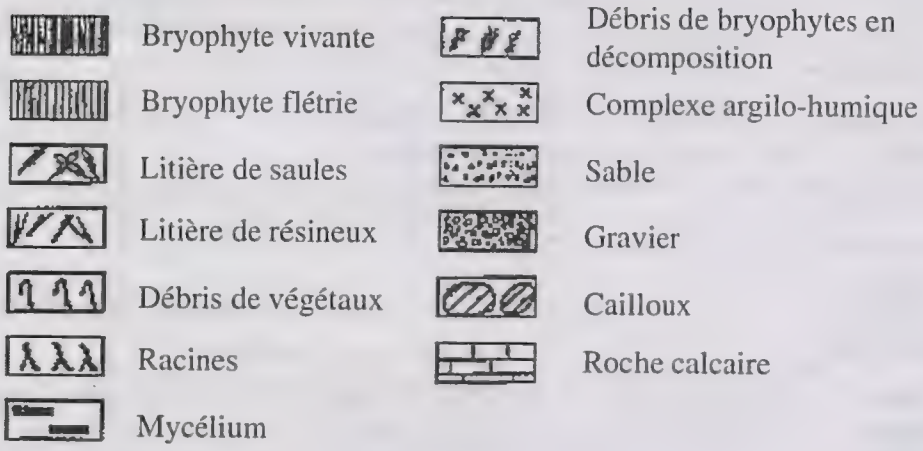


FIG. 3.– Mini-profils de sols sous les quatre espèces étudiées. A. Légende. B. *Tortella inclinata*, C. *Barbula reflexa*, D. *Homalothecium lutescens*, E. *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Mini-soils profiles under the four studied species. A. Symbols. B. Tortella inclinata, *C.* Barbula reflexa, *D.* Homalothecium lutescens, *E.* Rhytidiadelphus triquetrus.

Source : MNHN

prélèvement en raison de leur taille par rapport aux organismes concernés. Le temps de passage à l'agitateur par rotation a été fixé à 16 heures pour les horizons organiques et à 5 heures pour les horizons minéraux. La matière organique a été écartée soit mécaniquement par flottation, lavage ou à la pincette dans les fractions F20000 μm, F5000 μm, F2000 μm et F500 μm, soit à l'aide de l'eau de Javel 13 %, à l'étuve à 80 °C, pour les fractions F200 μm et F50 μm (FIG. 2).

Sept fractions granulométriques ont été séparées :

F 20 000 μm	cailloux de plus de 2 cm
F 5 000 μm	graviers fins de 2 cm à 5 mm
F 2 000 μm	graviers fins de 5 mm à 2 mm
F 500 μm	sables grossiers de 2 mm à 0,5 mm
F 200 μm	sables moyens de 0,5 mm à 0,2 mm
F 50 μm	sables fins de 0,2 mm à 50 μm
F 0 μm	limons et argiles inférieurs à 50 μm.

RÉSULTATS

DESCRIPTION DES SOLS

La figure 3 présente les microprofils décrits sous les quatre espèces.

Le sol de *Tortella inclinata* contient deux couches. La première, de 2 cm d'épaisseur, est formée de mousses en décomposition ainsi que de 98 % de sable. La deuxième est de texture graveleuse. Les sols de *Barbula reflexa*, *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens* sont constitués de trois horizons différents. Chez *Barbula reflexa* les deux premiers horizons sont de texture sableuse, le premier se différenciant par la présence de bryophytes en décomposition. Un caillou forme le troisième. Dans les sols de *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Homalothecium lutescens*, les limons et les argiles dépassent 20 %. Le second horizon présente des agrégats organo-minéraux alors que l'horizon de profondeur de *Homalothecium lutescens* est graveleux et celui de *Rhytidiadelphus triquetrus* caillouteux.

ANALYSE GRANULOMÉTRIQUE

Répartition des fractions

Les fractions granulométriques [horizon superficiel (I) et profond (II ou III)] des sols de chaque espèce sont présentées dans un triangle textural (FIG. 4).

Nous y avons regroupé sur un premier côté les fractions inférieures à 50 μm, sur un deuxième les fractions comprises entre 2000 μm et 50 μm, alors que le troisième comprend les fractions supérieures ou égales à 2000 μm.

On observe une séparation nette entre les horizons de profondeur et de surface, ces derniers contenant moins de 10 % de graviers et en moyenne plus de 20 % de limons et d'argiles. Les horizons de *Rhytidiadelphus triquetrus* et de *Tortella inclinata* sont opposés tant en surface qu'en profondeur. La texture du sol de *Rhytidiadelphus triquetrus* en surface est limoneuse alors que celle de *Tortella*, *Barbula* et *Homalothecium* contient plus de 70 % de sable. En profondeur, le sol de *Rhytidiadelphus triquetrus* présente à nouveau la texture la plus fine. *Homalothecium* se trouve entre deux avec un peu plus de 40 % de gravier alors que *Tortella* préfère un sol nettement graveleux (78 % de gravier). *Barbula,* qui vit aussi sur les rochers, contient 100 % de gravier dans cet horizon de profondeur.

Les horizons intermédiaires permettent de préciser la "trajectoire texturale" de chaque espèce. Quelle que soit la texture de départ (horizons de profondeur), les "trajectoires texturales" convergent vers une même zone. En surface, seul *Rhytidiadelphus triquetrus* se différencie en raison de sa morphologie.

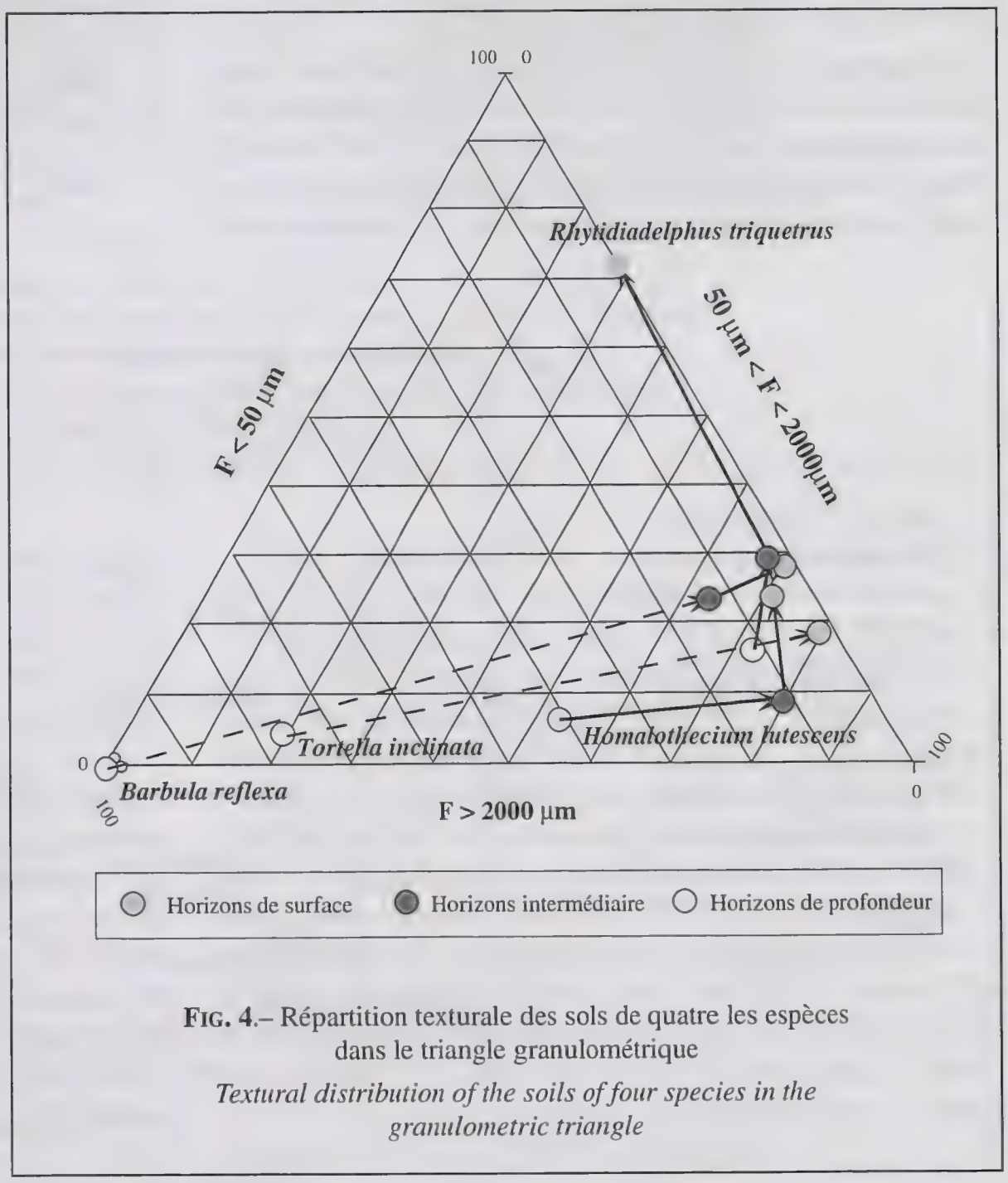


FIG. 4.– Répartition texturale des sols de quatre les espèces dans le triangle granulométrique

Textural distribution of the soils of four species in the granulometric triangle

Source : MNHN

HAUTEUR DES BRYOPHYTES ET TEXTURE DU SOL

Le rapport entre la hauteur des espèces muscinales au-dessus du sol (niveau "0" comme défini plus haut) et le pourcentage de limons et d'argiles (F 50 μm) présents dans le premier horizon reflète le mieux le rôle important des mousses dans la pédogenèse (FIG. 5).

Les coussinets de *Rhytidiadelphus* se dressent entre 10 et 15 cm au-dessus du sol et contiennent également le plus haut pourcentage de limons et d'argiles. *Tortella inclinata* et *Barbula reflexa* forment des coussinets denses et ras n'ayant au maximum que 1,5 cm de partie vivante. *Homalothecium lutescens* est une espèce à longs rameaux rampants, atteignant 8 cm mais ne s'élevant qu'à 3 cm au-dessus du sol. Elle ne permet ainsi pas au sol de retenir plus de 25 % de limons et d'argiles.

Dans cette figure, le report des résultats de l'ensemble des treize espèces étudiées permet de déterminer une loi de relation du deuxième degré, avec un coefficient de corrélation de 0,932.

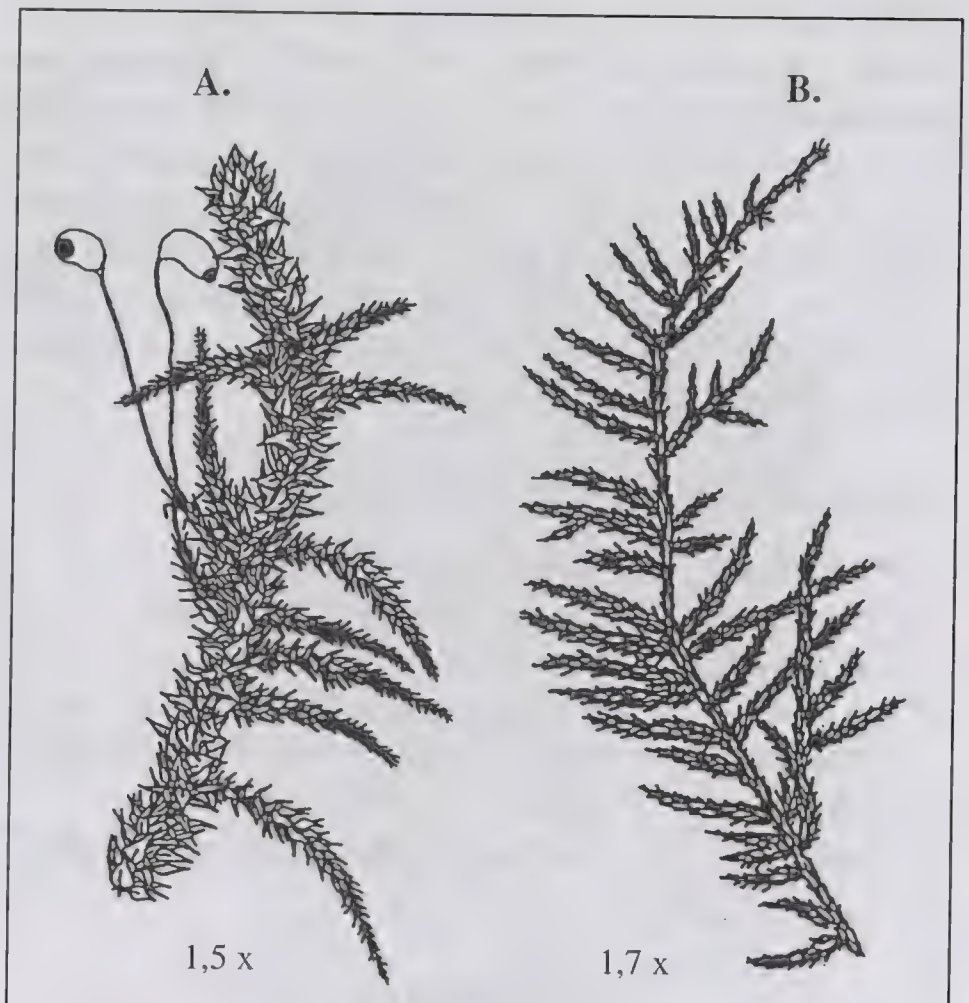


FIG. 6.– Morphologie comparée de *Rhytidiadelphus triquetrus* (A. feuilles disposées en brosse étalée) et de *Homalothecium lutescens* (B. feuilles apliquées "en tuiles") (AICHELE & SCHWEGLER, 1984).

Compared anatomy of Rhytidiadelphus triquetrus *(A. leaves spreading from the stem) and of* Homalothecium lutescens *(B. leaves disposed like roof tiles) (AICHELE & SCHWEGLER, 1984).*

DISCUSSION

ACTION MÉCANIQUE DES BRYOPHYTES SUR LES PARTICULES EN SUSPENSION

Dans les cours moyens à supérieurs des rivières, ce qui est le cas sur la Sarine, les sols alluviaux sont généralement dominés par les graviers et les sables (MOOR, 1958 ; GERKEN, 1988). À cause de leur taille et de leur absence d'électronégativité, ces derniers ne s'agglomèrent pas et sont facilement

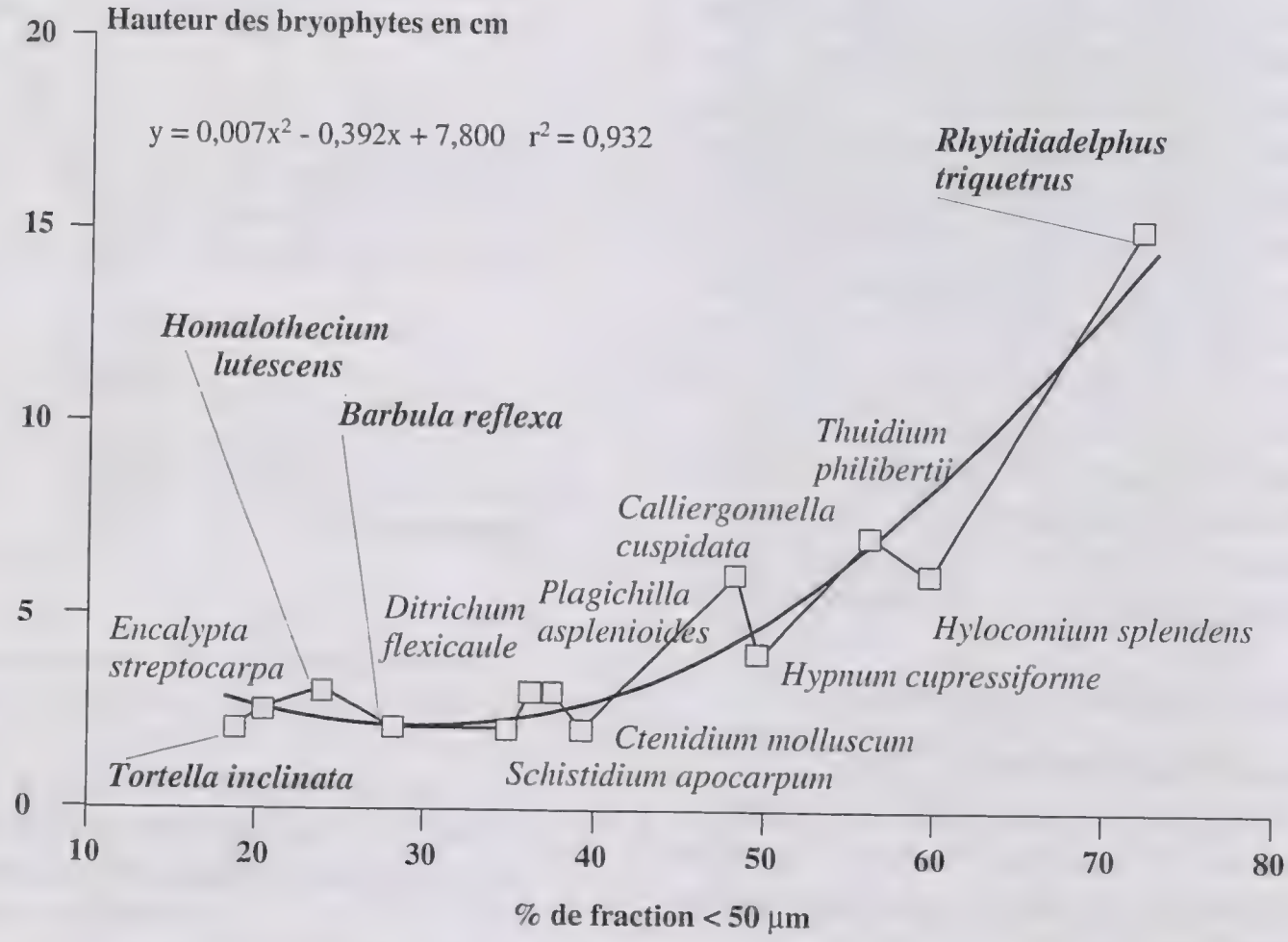


FIG. 5.– Relation entre la hauteur des mousses au-dessus du sol et le pourcentage de particules fines (< 50 μm) retenues dans la couche de surface.

Relationships between the height of the mosses and the percentage of fine particles (< 50 μm) retained in the surface layer.

Source : MNHN

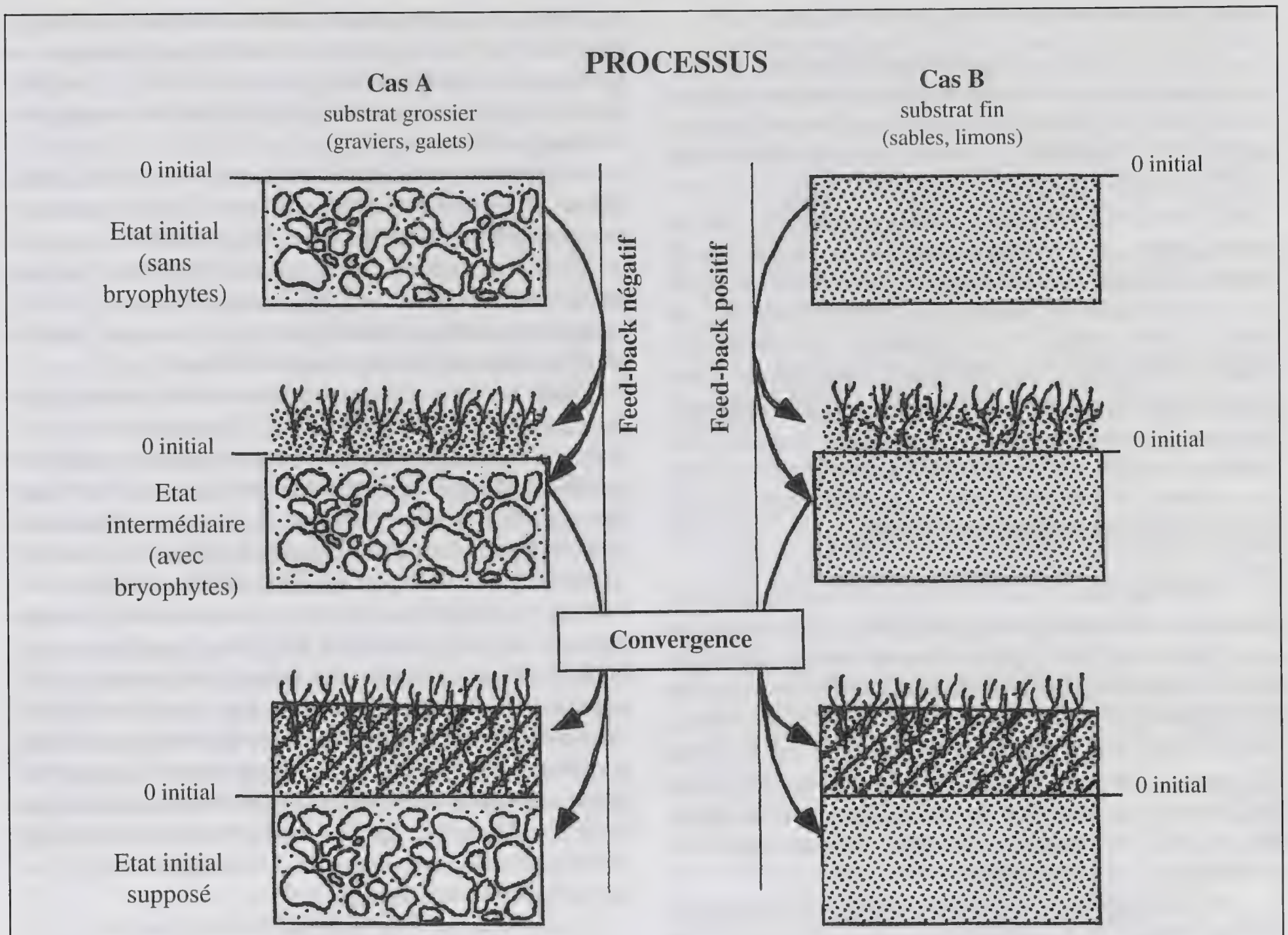


FIG. 7.– Evolution convergente des sols alluviaux suite à l'action de filtration des bryophytes, sur substrat grossier et sur substrat fin.

Converging evolution of fluviosols, determined by the sieveing effect of the bryophytes, on coarse and on fine substrate

remaniés, alors que les particules plus fines (limons et argiles) sont rapidement mises en suspension. Dans ces conditions de courant assez fort, seule la végétation peut contrer, pour autant que les crues ne soient pas trop fortes, l'action de l'érosion (FRONTIER & PICHOD-VIALE, 1991; KENNETH HAMBLIN, 1992; HARPER & FERGUSON, 1995).

Chez les plantes supérieures, les racines agglomèrent les particules qui circulent entre les graviers, notamment grâce aux polysaccharides de la rhizosphère (OADES, 1978). La partie aérienne joue aussi un rôle de filtre, retenant les limons et les argiles dans son feuillage. Les tiges et les branches, qui créent des turbulences dans le flux d'air ou d'eau (LEEDER, 1988), provoquent le dépôt de matériel fin dans l'ombre du courant, avec de nombreuses conséquences sur le fonctionnement de l'écosystème fluvial (AMOROS *et al.*, 1993).

Les résultats présentés montrent que les bryophytes, pour autant que leur morphologie s'y prête, sont aussi capables de retenir avec efficacité les sables, limons et argiles transportés lors de crues de faible débit. Si la relation entre la longueur des bryophytes et leur capacité à retenir les particules n'est pas évidente en raison de la disposition souvent rampante des rameaux, il existe une forte corrélation entre la hauteur des mousses au-dessus du sol et la quantité de limons et d'argiles retenus. SCOTT (1982), citant BIRSE & GIMINGHAM (1954) ainsi que MOORE & SCOTT (1979), avait déjà fait la même constatation chez les mousses du désert : *"Once sand dunes have reached the level of stability with which mosses can cope, the power of subsequent stabilization becomes very great. (These authors) have found that the erect growth forms (turfs) predominate in such pionneer conditions"*.

Source : MNHN

ROLE DE LA MORPHOLOGIE DU VÉGÉTAL

À l'effet "hauteur" s'ajoute celui créé par la morphologie de chaque espèce. La capacité de rétention des limons et des argiles de *Rhytidiadelphus triquetrus* (FIG. 6A) est renforcée par la disposition en brosse étalée des feuilles sur l'axe, facilitant le captage des particules fines. À l'inverse, *Homalothecium lutescens* (FIG. 6B), malgré une hauteur variant entre 2 et 7 cm au-dessus du sol, retient peu de limons et d'argiles, car ses feuilles sont insérées en spirale et se chevauchent comme des tuiles (AICHELE & SCHWEGLER, 1984). Les quantités retenues par *Homalothecium lutescens* sont faibles, comparables à celles recueillies par des espèces formant des coussinets denses à la surface du sol comme *Tortella inclinata* et de *Barbula reflexa* qui n'offrent que peu d'obstacle aux particules fines. Le nombre et la fréquence des axes secondaires le long de l'axe principal jouent également un rôle.

Cette importance de la morphologie avait aussi été montrée sur les bryophytes du désert dont quelques espèces sont capables de littéralement "transporter" la litière qui leur tombe dessus grâce à des feuilles mobiles sous l'action de l'humectation et du dessèchement (SCOTT, *in* : SMITH, 1982). Même si le processus n'est pas tout à fait le même ici, les deux situations aboutissent à un meilleur démarrage de la pédogenèse : par une action sur la matière organique dans les sols désertiques, par un effet sur la matière minérale fine dans les sols alluviaux.

Nos résultats obtenus pour les bryophytes complètent des observations déjà connues des végétaux supérieurs. Par exemple, LARGE *et al.* (in : AMOROS & PETTS, 1993), comparent le rôle écologique lié à la morphologie de plusieurs espèces aquatiques, alors que NEWALL (in : HARPER & FERGUSON, 1995) présente la diversification des habitats dans la rivière, créée par l'action de "micro-courants" à proximité de plantes anatomiquement différentes.

EFFETS SUR LES STADES INITIAUX DE LA PÉDOGENESE

Enfin, nos observations précisent quelques éléments liés aux premiers stades de la pédogenèse alluviale dont on sait qu'ils sont fortement dépendants de la texture et du taux de matière organique stockée dans les premiers centimètres du sol (FIERZ *et al.*, 1995 ; BUREAU, 1995).

Sur des matériaux alluviaux très grossiers comme les cailloux et les graviers déposés par un fort courant d'eau, parmi les organismes vivants seules les bryophytes et, pour des textures un peu moins fines, les plantes supérieures, sont capables de bloquer sur place les sables fins, limons et argiles nécessaires à la formation d'un horizon organo-minéral (cas A de la FIG. 7). Dans ce cas, l'effet filtre conduit à une modification de la texture de départ, avec le dépôt d'une couche fine superficielle en rupture avec les conditions originelles. La rétroaction (feed-back) est négative, l'état initial ayant permis l'installation de mousses va peu à peu se trouver modifier par leur effet filtre. À un substrat de départ grossier succède, par élévation progressive, un support de texture plus fine.

A contrario, si les matériaux sont fins au départ, amenés par un courant plus lent ou retenus à l'aval des buissons (cas B de la FIG. 7), l'effet filtre ne va pas modifier la texture d'origine mais plutot la "continuer" au-dessus, par un épaississement progressif du substrat dans une texture constante. La rétroaction est positive, les mousses "confirmant" le substrat d'origine, en le stabilisant.

Dans les deux cas pourtant, l'évolution aboutit à une situation identique en surface, avec la formation d'un mini-horizon organo-minéral s'enrichissant progressivement en matière organique et en matière minérale fine. Ceci augmentera l'activité biologique qui, à son tour, améliorera les possibilités de complexation argilo-humique et la fertilité. L'horizon jeune de départ (Js selon AFES, 1995) se transformera en véritable horizon A, avec de nouvelles possibilités offertes à la colonisation des plantes supérieures et de la faune. Ce rôle des mousses dans la pédogenèse est très important sur des substrats bruts comme ceux des sols alluviaux, où la couche fine superficielle détermine presque complètement la fertilité et l'alimentation en eau des plantes, au moins dans leurs stades juvéniles de développement (DUCHAUFOUR, 1983). Les dépôts de sédiments fins constituent aussi une source de cations échangeables pour la végétation (AMOROS *et al.*, 1993).

À nouveau, on observe ici une convergence avec l'évolution des sols désertiques, dont certains nécessitent une action stabilisatrice préalable des bryophytes, indispensable à l'établissement ultérieur des plantes supérieures (SCOTT, *in* : SMITH, 1982) : *"The abundance of rhizoid production by mosses is a main contributor to the process of stabilization (...). Eventually, continual build-up of humus in the sand will lead to more or less permanent stabilization, and the development of a perennial vascular flora."*

CONCLUSION

Sur des matériaux alluviaux récents, l'effet filtre des bryophytes aboutit toujours à la formation d'un horizon organo-minéral en voie de stabilisation, quelles que soient les conditions granulométriques de départ. Ce processus de convergence évolutive est sous le contrôle de deux rétroactions, négative sur substrat grossier, positive sur substrat fin.

Certes, dans leur colonisation du substrat brut, les bryophytes s'installent d'abord en fonction de la texture originelle. On observe ainsi toujours un gros caillou ou un rocher à faible profondeur sous *Barbula reflexa*, alors que *Tortella inclinata* ne s'installe que sur des sables assez épais. Mais

Source : MNHN

ensuite, en fonction de leurs caractères morphologiques, les espèces retiennent plus ou moins les particules fines apportées par le courant, contribuant soit à modifier la granulométrie du substrat, soit à la conserver. Ainsi, les différences texturales des horizons de surface séparent surtout des groupes d'espèces avec une morphologie semblable, avec des capacités de filtration comparables, tandis que celles des horizons de profondeur discriminent d'abord des groupes d'espèces ayant les mêmes affinités de substrat.

Sur substrat grossier et en raison de la modification texturale progressive qui intervient, une sélection devrait s'opérer assez rapidement entre les espèces qui s'adapteront aux nouvelles conditions et celles qui ne le pourront pas. Ces changements inévitables de composition des communautés, bryophytiques d'abord puis phanérogamiques, suivent ici un modèle dit "de facilitation", selon la terminologie de CONNELL & STAYTER (1977), reprise par AMOROS & WADE (*in* : AMOROS & PETTS, 1993) : *"Les espèces d'un stade de la succession ne peuvent s'établir que si les conditions du milieu ont été préalablement modifiées par les espèces du stade précédent (...). Ce faisant, les espèces pionnières rendent quelquefois le milieu inadéquat pour leur propre reproduction"*. Sur substrat fin au contraire, les modifications de la composition floristique devraient être plus lentes, induites plutôt par des changements liés à la croissance ultérieure des plantes supérieures (diminution de la lumière, modification de la qualité de la litière...).

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le Dr A. BUTTLER, maître-assistant, de ses conseils en analyse numérique et de sa relecture critique du manuscrit, M^me^ B. WERFFELI, assistante, de son encadrement en bryologie, ainsi que M. E. MITCHELL, assistant, qui a préparé le résumé anglais ainsi que la version abrégée anglaise.

BIBLIOGRAPHIE

AFES, 1995.– *Référentiel pédologique.* Publications INRA, Paris : 332 p.

AICHELE, D. & SCHWEGLER, H.W., 1984.– *Unsere Moose und Farnpflanzen.* Kosmos Naturführer, Stuttgart : 378 p.

AMOROS, C. & PETTS, G. (éd.), 1993.– *Hydrosystèmes fluviaux.* Masson, Paris : 300 p.

ARNOLD, C., 1994.– *Etude des bryophytes des steppes alluviales de la Sarine à Rossens.* Trav. dipl. Univ. Neuchâtel : 107 p.

AUGIER, J., 1966.– *Flore des bryophytes.* Paul Lechevalier, Paris : 702 p.

BERTHELIN, J., 1977.– Quelques aspects des mécanismes de transformation des minéraux des sols par les micro-organismes hétérotrophes du sol. *Science du Sol,* 1 : 13-23.

BERTHELIN, J. & BELGY, G., 1979.– Microbial degradation of phyllosilicates during simulated podzolisation. *Geoderma*, 21 : 297-310.

BERTHELIN, J., LEYVAL, C. & TOUTAIN, F., 1994.– Biologie des sols : Rôle des organismes dans l'altération et l'humification. *In* BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. (eds), *Pédologie, tome II.* Constituants et propriétés du sol. Masson, Paris, 2^e^ éd. : 665 p.

BIRSE, E.L. & GIMINGHAM, C.H., 1954.– Changes in the Structure of Bryophytic Communities with the Progress of Succession on Sand-Dunes. *Trans. Br. Bryol. Soc.*, 2 : 523-531.

BUREAU, F., 1995.– *Géochimie des altérations et fonctionnement des sols appliqués à la connaissance des équilibres sols-végétation en milieu alluvial peu anthropisé.* Thèse IGR - École polytechnique de Lausanne : 135 p.

CARLING, P.A., 1992.– The nature of fluide boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology. *Freshwater Biol.*, 28 : 273-284.

CONNELL, J.H. & SLAYTER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.,* 111 : 1119-1144.

CRAMER, J., 1992.– *Changes in the Dutch bryophyte flora and air pollution : significance of mosses for nature conservation, recommendations for management.* Henk Greven, Berlin, Stuttgart : 237 p.

DANIN, A., 1978.– *Plant Species Diversity and Plant Succession in Sandy Area in Northern Negev.* Flora, Morphologie, Geobotanik, Oekophysiologie, Heft 5, Gustav Fischer Verlag, Iena, 167 : 409-422.

DAVID ALLAN, J., 1995.– *Stream ecology. Structure and function of running waters.* Chapman & Hall, XII : 388 p.

FIERZ, M., GOBAT, J.-M. & GUENAT, C., 1995.– Quantification et caractérisation de la matière organique de sols alluviaux au cours de l'évolution de la végétation. *Ann. Sci. For.,* Paris, 52(6) : 547-560.

FROMENT, A., 1975.– Les premiers stades de la succession végétale après incendie de tourbe dans la réserve naturelle des Hautes Fagnes. *Vegetatio,* 29 (3) : 209-214.

FRONTIER, S. & PICHOD-VIALE, D., 1991.– *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution.* Masson, Paris : 392 p.

GERKEN, B., 1988.– *Auen, verborgene Lebensadern der Natur.* Verlag Rombach, Freiburg : 132 p.

GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C., 1993.– Cartographie des zones alluviales d'importance nationale. *Cahier de l'environnement* n° 199, Berne.

GOBAT, J.-M., GROSVERNIER, P., MATTHEY, Y. & BUTTLER, A., 1991.– Un triangle granulométrique pour les tourbes : analyse semi-automatique et représentation graphique. *Science du Sol*, 29 (1) : 23-35.

HARPER, D.M. & FERGUSON, A.J.D. (éd.), 1995.– *The ecological basis for river management.* J. Wiley & Sons, Chichester : 614 p.

KENNETH HAMBLIN, W., 1992.– *Earth'Dynamic Systems.* Macmillan Publishing Company, 6^th^ Ed. : 647 p.

LEEDER, M.R., 1988.– *Sedimentology Process and Product.* Unwin Hyman, London, XIV : 344 p.

LEVESQUE, M.P. & DINEL, H., 1977.– Fiber content, particle-size distribution and some related properties of four peat materials in eastern Canada. *Can. J. Soil Sci.*, 57 : 187-195.

MATTHEY, Y., 1993.– *Typologie de la régénération spontanée des hauts-marais jurassiens non boisés et approche écologique de trois séries végétales caractéristiques de la dynamique secondaire.* Thèse Univ. Neuchâtel : 334 p.

MOORE, C.J. & SCOTT, G.A.M., 1979.– The ecology of mosses on a sand in Victoria, *Aust. J. Bryol.*, 10 : 291-311.

MOOR, M., 1958.– Pflanzengesellschaften schweizerischer Flussauen. *Mitt. Schw. Anst. Forstl. Versuchsw.*, 34 (4) : 221-360.

OADES, J.M., 1978.– Mucilages at the root interface. *J. Soil Sci.,* 29 : 1-16.

SAROSIEK, J., KWAPULINSKY, J. & BUSZMAN, A., 1978.–

Source : MNHN

Bryophytes as biological indicators of beryllium. *Bryophytorum Bibl.*, 13 : 763-775.

SCOTT, G. A. M., 1982.– Desert Bryophytes. *In* : SMITH, A.J.E. (eds), *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall, London, New York, X : 511 p.

VON HUBSCHMANN, A., 1986.– *Prodromus der Moosgesellschaften Zentraleuropas*. J. Cramer, Berlin und Stuttgart : 413 p.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

If the chemical action of cryptogames on pedogenesis stages, as well as their physical action on the water regulation and microclimate are well-known, textural and structural modifications of the ground's surface after colonisation by these first organisms is rarely studied.

Four species of bryophytes from alluvial steppes of the Sarine River (FIG. 1), *Tortella inclinata, Barbula reflexa, Rhytidiadelphus triquetrus* and *Homalothecium lutescens* were compared for their ability to filter minute organical and mineral particles carried by the water. After having chosen representative surfaces of each bryophyte species, the stems and leaves as well as the underlying horizons (FIG. 3) were collected.

A granulometric analysis, done by a method of humid swifting (FIG. 2), shows the relative proportion of sand, silt and clay catched by the stems and the leaves, as well as the textural changes of the initial substratum.

A distinct separation between the inferior and the superior horizons is observed. The superior horizons contain more silt and clay. On the surface, the soil underlying *Rhytidiadelphus triquetrus* has a silty-clay texture different from those underlying *Tortella inclinata, Barbula reflexa* or *Homalothecium lutescens*, which are more or less sandy (FIG. 4).

The height of the bryophytes above the ground (FIG. 5) as well as their morphology control their filtering capacity.

The clumps of *Rhytidiadelphus triquetrus* are between 10 and 15 centimetres above the surface.

Tortella inclinata forms dense clumps on the ground whereas *Homalothecium lutescens* develops long creeping branches. Not only does the height play a role but also the anatomy of the plant, when considering filtration capacity. The retention capacity of clay and silt particles is reinforced in the case of *Rhytidiadelphus triquetrus* (FIG. 6.A) by a spread out brush shape of the leaves. On the contrary *Homalothecium lutescens* (FIG. 6.B), despite its heights of 2 to 7 centimetres above the ground, retains only little silt and clay, because its leaves grow in a spiral form and are positioned like roof tiles.

On an alluvial terrain composed of rocks, stones and gravel deposited by strong currents, only the bryophytes and some flowering plants are capable of retaining fine sands, silts and clays, necessary to form an organo-mineral horizon (Case A FIG. 7).

In this case, the filter effect leads to the modification of the original texture, with the deposit of a layer of fine material, in rupture with the original conditions. There is a negative feedback because the initial conditions, which allowed the settlement of mosses, are modified by their filter effect. If at first the terrain is rough, then the ground level will progressively be elevated and replaced by a fine textured material.

On the other hand, on an alluvial terrain, if fine material is brought in by weak currents or retained behind bushes (Case B FIG. 7), the filter effect of the mosses will contribute to the thickening of the layer, keeping the same texture of material as below. This is interpreted as positive feedback : because there is no change in the soil texture and the bryophytes contribute in stabilising the ground.

Both cases converge towards the same situation with the formation of a thin organo-mineral horizon progressively enriched in organic matter and fine mineral particles.

This role of bryophytes in the pedogenesis is very important on rough ground, where the superficial layer determines almost entirely the fertility and water-requirements of the plants, at least in the juvenile stages of development.

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES*

Daniel VALLAURI.– ***Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec*** **Pinus nigra** ***J.F. Arnold ssp. nigra dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés.*** **Thèse de doctorat soutenue à l'Université de Marseille III le 18 décembre 1997. Jury : M. BARBERO, directeur ; C. CHAUVIN co-directeur ; J.-C. LEFEUVRE & J. ARONSON, rapporteurs ; J.-C. RAMEAU, B. ROMAN-AMAT, examinateurs**

Dans les Préalpes du sud, la Restauration des Terrains en Montagne a entrepris un programme de restauration de la couverture boisée pour lutter contre l'érosion dès 1860. La réhabilitation a été réalisée avec le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* Arn. *ssp. nigra*), mais aussi des arbustes et sous-arbustes (*Ononis fruticosa* L., *Hippophae rhamnoides* L.), des herbacées (*Achnatherum calamagrostis* (L.) P. Beauv.). Toutefois, principalement du fait de l'absence de travaux ultérieurs d'accompagnement, la situation actuelle présente sur les substrats marneux des peuplements forestiers : 1. dominés par une essence exotique sensible à l'infestation par le gui (*Viscum album* L.) ; 2. monospécifiques, équiennes, âgés (plus de 100 ans) et encore denses (jusqu'à 5 000 tiges par hectare) ; 3. dans de nombreux sites, la régénération naturelle des arbres est très faible, notamment en espèces feuillues indigènes. Ainsi, l'enjeu pour l'avenir de ces forêts est de poursuivre au plus vite le processus écologique de restauration.

Dans une première partie, ces forêts réhabilitées sont replacées sur leur trajectoire d'évolution à long terme (principalement de 1770 à 1995), à partir d'éléments nouveaux sur l'évolution des forêts au niveau du secteur biogéographique haut-provençal, du paysage et de l'écosystème. Ces résultats mettent en avant l'importance de la contingence historique, dont les modifications d'origine anthropique, dans l'expression des dynamiques forestières actuelles.

Dans une seconde partie, une analyse descriptive et fonctionnelle des sols et des phytocénoses est entreprise dans le bassin expérimental du Saignon (Alpes-de-Haute-Provence) de façon à mettre en évidence : 1. le niveau atteint dans le processus de restauration ; 2. les contraintes principales à la dynamique naturelle des systèmes viables ; 3. les systèmes non viables. Un siècle après la réhabilitation des terrains dégradés, les stations présentent une mosaïque spatiale de communautés peu différenciées, structurées suivant un double gradient hydrique (xéricité du sol, xéricité atmosphérique) et des compensations de facteurs. Les sols sont peu à moyennement profonds et carbonatés sur l'ensemble du profil. Un début de bio-structuration commence à apparaître. La croissance radiale des pins noirs est inférieure à 1 mm/an depuis environ 50 ans.

Différents attributs vitaux et bio-indicateurs sont abordés pour évaluer la viabilité et la dynamique des forêts un siècle après la réhabilitation des terrains :

1) l'activité biologique du sol au travers des populations et communautés lombriciennes. L'analyse des sols met en évidence un modèle de dynamique des populations lombriciennes et les déterminants de la recolonisation progressive des principaux types de stations réhabilités. Seul le type de station le plus xérophile n'est pas favorable à l'activité lombricienne. Les populations demeurent jeunes mais atteignent jusqu'à 49 individus et 27 grammes par m². Deux biopédoséquences sont identifiées et mettent en avant deux espèces clé de voûte : *Lumbricus terrestris* L. (régosol en adret), *Octolasion cyaneum* Savigny (régosol en ubac).

2) la diversité et le potentiel de régénération naturelle des espèces d'arbres (expression par strate de végétation, banque de semis, banque de semences). Dans les écosystèmes réhabilités, la diversification des espèces est faible à nulle, mais ne semble pas être inhibée ou orientée par la faible fertilité des stations. L'évolution des systèmes forestiers depuis 1830 montre la reconnection progressive, mais récente (1948), des systèmes à partir d'un petit nombre de sources de semences. Il demeure que la structure du boisement et la diversité des oiseaux dans les pineraies de Pin noir sont défavorables à la dissémination, notamment par ornithochorie.

3) la dynamique de la population de *Viscum album* L., hémiparasite facteur de mortalité et donc de perturbation au niveau de l'écosystème et du paysage. La dynamique de l'infestation des boisements de Pin noir par le gui est reconstruite à partir d'une approche chronoécologique. Elle se présente sous la forme d'un cycle pluriannuel débutant à la fin des années 1970 et culminant en intensité entre 10 et 15 ans après le début de l'infestation. La connexion au niveau du paysage et l'importance de l'avifaune est mise en évidence, à partir des cartes de distribution de l'infestation notamment.

En conclusion, ce mémoire discute de l'intérêt de la démarche à partir d'attributs vitaux de l'écosystème et du paysage pour évaluer la viabilité écologique à long terme des forêts recréés, puis présente les implications pour la gestion, en insistant sur l'importance des opérations d'accompagnement pour l'efficacité globale du programme de restauration et de lutte contre l'érosion.

---

* Les textes intégraux sont accessibles sur le site Internet (http : // home.worldnet.fr/ecologie/

Source : MNHN

Gérard-Christian LUQUET.– ***Biocœnotique des Lépidoptères du Mont Ventoux (Vaucluse).*** **Thèse de doctorat, Université Paris 6, soutenue le 13 décembre 1995. Jury : J. RACCAUD-SCHOELLER, directeur ; P. DU MERLE & P. BLANDIN, rapporteurs ; C. CAUSSANEL, L. BIGOT & J. LHONORÉ, examinateurs.**

Les Lépidoptères du Mont Ventoux ont été étudiés au niveau de 200 stations ("placettes") représentatives de la plupart des milieux reconnus sur le massif montagneux. Pour chacune de ces stations sont précisés la dénomination, l'emplacement, l'altitude, les dates de prospection, le nombre de relevés, le secteur, le versant, l'exposition, l'étage bioclimatique, la série de végétation ; et, pour la plupart d'entre elles, le degré de recouvrement de la végétation, les caractéristiques des peuplements forestiers environnants, la nature du substratum géologique, les groupements végétaux et les caractéristiques de la surface du sol.

Les stations ont été prospectées, chacune plusieurs fois, de juillet 1972 à l'été 1993. Plusieurs milliers de relevés ont permis de recenser sur le massif montagneux 1 431 espèces de Lépidoptères. Les espèces diurnes ont essentiellement été inventoriées à vue, les espèces nocturnes au moyen de diverses sources lumineuses (pièges permanents fixes, installations mobiles, éclairages occasionnels). Les résultats obtenus ont été complétés par diverses autres méthodes (observation des femelles en comportement de ponte, recherche par battage des premiers états, élevages…) et comparés aux données historiques disponibles (mentions procurées par la littérature ; matériels contenus dans les collections publiques et privées).

L'étude de la répartition de l'ensemble des espèces de Lépidoptères présents sur le Mont Ventoux et à proximité immédiate de celui-ci a permis de cerner assez précisément les exigences écologiques d'un certain nombre d'entre elles, tout au moins dans le périmètre étudié. Les considérations concernant les préférences thermiques et hydriques des Lépidoptères du Ventoux ont bien entendu été formulées en fonction de l'aridité accentuée du massif montagneux ; aussi convient-il de souligner leur caractère relatif et de rappeler le danger d'une éventuelle généralisation de ces données à des régions plus étendues.

En fonction de leur distribution dans les différents étages bioclimatiques, de leur valence thermique et de leur préférendum hydrique, les Lépidoptères du Mont Ventoux se laissent aisément répartir en plusieurs groupes.

Les espèces mésoméditerranéennes strictes, sténothermes vers les températures chaudes, et généralement très xérophiles, se cantonnent dans l'étage mésoméditerranéen sans le dépasser. Nombre d'entre elles colonisent l'ensemble de l'étage mésoméditerranéen (*Hipparchia statilinus*, *Zygaena occitanica*, par exemple) ; certaines, toutefois, sont restreintes à la chênaie pubescente (*Euchloe tagis*, *Zygaena erythrus*, *Z. sarpedon*, *Dicranura ulmi*, *Rhizedra lutosa*, *Sedina buettneri*…), tandis que d'autres sont au contraire confinées dans la chênaie verte (*Zerynthia rumina*, *Hipparchia fidia*, *Polyommatus hispanus*, *Zygaena lavandulae*…), voire dans une seule unité de végétation (*Glaucopsyche melanops*, *Iolana iolas*, *Titanio tarraconensis*, *Eurrhypis guttulalis*…).

La variante xérophile de la série mésoméditerranéenne du Chêne pubescent, fortement dégradée par les activités agricoles, présente une faune lépidoptérique quantitativement riche, mais qualitativement appauvrie et sévèrement banalisée. La variante mésophile de cette même série héberge en revanche des espèces hygrophiles très spécialisées, très localisées et peu répandues dans les régions méditerranéennes. En raison de son très fort degré d'aridité, la série du Chêne vert et du Genévrier de Phénicie (et surtout son niveau le plus élevé) est plus pauvre en espèces que les séries mésoméditerranéenne et supraméditerranéenne du Chêne pubescent.

Un groupe relativement proche est constitué par les espèces se reproduisant au niveau des étages bioclimatiques mésoméditerranéen et supraméditerranéen. Ces espèces "médio-méditerranéennes" sont également thermophiles, mais moins sténothermes que celles du groupe précédent, et xérophiles à mésoxérophiles. Parmi les très nombreux représentants de ce groupe figurent *Anthocharis euphenoides*, *Euchloe simplonia*, *Libythea celtis*, *Melanargia occitanica*, *Hipparchia fagi*, *Minois dryas*, *Hamearis lucina*, *Everes alcetas* et *argiades*, *Scolitantides orion*, *Pachypasa limosa*, plusieurs *Hadena*, *Phragmatobia caesarea*, *Scotopteryx diniensis*, *Xanthocrambus caducellus*, *Evergestis mundalis*…

Un autre groupe plus alticole est caractérisé par les espèces supraméditerranéennes strictes. Il s'agit encore la plupart du temps d'espèces xérophiles à mésoxérophiles, mais légèrement thermophobes, et, de plus, sténothermes, ce qui limite leur répartition à une étroite bande supraméditerranéenne. Au nombre de ces espèces, il faut compter *Papilio alexanor*, *Erebia epistygne*, *Satyrus ferula*, *Hipparchia genava*, *Polyommatus ripartii*, *P. amandus*, *Maculinea arion*, *Syntomis kruegeri albionica*, *Chelis maculosa*, *Watsonarctia deserta*, *Arctia fasciata*, les *Ocneria rubea* et *detrita*, *Dichagyris candelisequa*, *Agrotis turatii*, *Nothocasis sertata*, *Scopula caricaria*, de nombreux Zygaenidae, *Atralata albofascialis*, *Eurrhypis pollinalis*, *Evergestis sophialis*, *Krombia venturalis*, les *Adela rufimitrella* et *reaumurella*, *Distagmos ledereri*, *Eulamprotes parahelotella*, *Ancylis sparulana* et *Hysterosia cymatodana*.

Les espèces liées à l'étage montagnard-méditerranéen forment des communautés riches en espèces et en individus. Les peuplements lépidoptériques de la série subméditerranéenne du Hêtre et du Sapin paraissent nettement plus diversifiés que ceux de la série supérieure du Pin sylvestre. Parmi leurs éléments les plus représentatifs, il convient de citer *Parnassius apollo*, *Polyommatus daphnis*, *Lycaena alciphron gallon*, les *Erebia ligea*, *neoridas* et *meolans*, *Hyponephele lycaon*, *Fabriciana niobe*, *Aglia tau*, *Callimorpha dominula*, *Xanthia aurago*, *Conistra torrida*, *Panchrysia v-argenteum*, *Atroolopha pennigeraria*, *Metaxmeste phrygialis*, *Anania funebris*, *Mecyna lutealis*, *M. auralis* et *Stenoptilia nepetellae*.

De nombreuses espèces méditerranéennes au sens large (laté-méditerranéennes), mais également au sens strict, nettement plus euryèces que les précédentes, colonisent l'ensemble des étages méso-, supra- et montagnard-méditerranéen, pénétrant parfois

Source : MNHN

même dans le plancher de l'étage oroméditerranéen. Ces éléments "euryméditerranéens" sont représentés par des espèces latéméditerranéennes comme *Iphiclides podalirius*, *Aporia crataegi*, *Pseudophilotes baton*, *Cinclidia phoebe*, *Mellicta dejone*, *M. athalia*, *Azuritis reducta*, *Brintesia circe*, *Chazara briseis*, *Arethusana arethusa*, *Hesperia comma*, *Odonestis pruni*, *Pachygastria trifolii*, *Eriogaster rimicola*, *Coscinia striata*, de très nombreuses Noctuelles de la sous-famille des Caradrininae, *Cataclysme riguata*, *Selidosema brunnearia*, *Campaea honoraria*, *Cynaeda dentalis*, *Udea institalis*, *Mecyna asinalis*, *Hypochalcia ahenella*, entre autres, et par des espèces plus strictement méditerranéennes comme *Coenonympha dorus*, *Adela aldrovandella* et *Gonepteryx cleopatra*.

Le peuplement lépidoptérique oroméditerranéen se caractérise par sa pauvreté, tant du point de vue qualitatif (nombre d'espèces) que quantitatif (nombre d'individus). Parmi ses espèces les plus typiques comptent *Polyommatus eros*, *Asartodes monspesulalis* et *Catoptria lithargyrella*.

Les peuplements lépidoptériques du complexe de végétation médio-européen présentent la même variation altitudinale que ceux des étages de végétation les plus élevés du complexe méditerranéen.

Le peuplement lépidoptérique de l'étage montagnard - médio-européen présente une diversification sensiblement égale à celle du peuplement montagnard-méditerranéen, mais s'en distingue, en raison du climat plus humide, par la présence d'espèces davantage mésophiles et thermophobes. L'espèce la plus typique de cet étage, *Brenthis hecate*, a disparu après la fin des années cinquante suite à l'anthropisation (mitage et aménagement de la station de sports d'hiver) du plateau du Mont-Serein. Hormis cet élément eurosibérien et emblématique, l'étage montagnard - médio-européen héberge d'autres espèces thermophobes et plus ou moins mésophiles comme *Zygaena trifolii*, *Brenthis ino*, *Parasemia plantaginis*, *Epipsilia grisescens*, *Calamia tridens*, *Eugnorisma depuncta*, *Oxyptilus pravieli* et *Micropterix osthelderi*, mais aussi quelques éléments plus xérophiles, comme *Mellicta parthenoides* et *Metaxmeste schrankiana*.

Le peuplement lépidoptérique de l'étage subalpin présente des caractéristiques assez comparables à celles du peuplement de l'étage oroméditerranéen, mais il est encore plus pauvre. Il en diffère par la présence de quelques espèces localisées sur la calotte sommitale, comme *Rhyacia helvetina*, *Standfussiana dalmata occidentalis*, *Elophos unicoloraria occidentalis*, *Colostygia stilpna*, *Udea rhododendronalis* et *Eana penziana*.

Les parties élevées du massif du Ventoux (étages oroméditerranéen et subalpin, plafond des étages montagnards) sont occupées par un peuplement lépidoptérique particulier colonisant à la fois les complexes méditerranéen et médio-européen. Ce peuplement orophile est caractérisé par des espèces comme *Erebia scipio*, *Orenaia ventosalis*, *Ochropleura flammatra*, *Chersotis alpestris*, *Ch. fimbriola maravignae*, *Rhyacia lucipeta*, *Epipsilia latens*, *Standfussiana lucernea cataleuca*, *Euxoa recussa*, *E. birivia*, *E. decora simulatrix*, *Dichagyris renigera*, *Melitaea diamina*, *Pyrausta ostrinalis*, *Asartodes zapateri* et *Lympha chalybella*.

En raison du très grand nombre d'espèces de Lépidoptères présentes sur le Mont Ventoux (environ 1 450 sur les 5 120 que compte la faune française) et de la diversité de leurs types de distribution sur le massif montagneux, l'organisation et la structure des divers peuplements lépidoptériques se révèlent d'une grande complexité. L'impression de confusion qui peut résulter de l'approche globale de la faune lépidoptérique du Ventoux s'efface toutefois lorsque l'on se place à l'échelle de groupes taxinomiques de moindre envergure, par exemple à celle du genre ou d'une petite famille. L'analyse des peuplements de Pterophoridae, dans cet esprit, révèle parfaitement leur relayement tant vertical qu'horizontal sur les deux flancs de la montagne et permet en outre de préciser le rôle joué par certains facteurs (climat thermique, degré d'aridité du milieu) sur leur distribution.

Ainsi, les peuplements de Lépidoptères Pterophoridae du Mont Ventoux peuvent très schématiquement être caractérisés de la manière suivante :

• la richesse de la faune des Ptérophorides atteint son maximum dans les étages mésoméditerranéen et supraméditerranéen (respectivement 82 % et 68 % des espèces) ; elle atteint au contraire son minimum dans les étages oroméditerranéen et subalpin. Stable jusqu'à environ 700-800 m, elle diminue ensuite avec l'altitude croissante, d'abord très sensiblement (de 62 % dans la tranche altitudinale 800-1 500 m), ensuite plus lentement. Au total, la richesse est divisée par quatre lorsque l'on passe de la zone de végétation la plus riche à la zone de végétation la plus pauvre. L'élévation du degré d'aridité favorise l'augmentation de la richesse spécifique. En outre, la composition de la faune varie presque toujours d'une unité de végétation à une autre ;

• la structure des peuplements fait apparaître une extrême hiérarchisation des groupements de Ptérophores : ceux-ci sont avant tout constitués par une espèce dominante, généralement *Stenoptilia stigmatodactyla*, qui représentait 42 % de l'échantillon global durant les campagnes de piégeage de 1975 et 1976.

On peut en outre formuler les remarques suivantes au sujet des peuplements de Lépidoptères du Mont Ventoux :

• la densité des peuplements, en flanc nord comme en flanc sud, croît avec l'altitude pour atteindre son maximum dans les étages montagnards ; elle régresse considérablement au-dessus de ce niveau bioclimatique. Elle est également très forte dans certaines formations de piémont relevant de la variante xérophile de la série méditerranéenne du Chêne pubescent ;

• la zonation altitudinale des groupements de Lépidoptères est assez marquée, fait en rapport avec la relative sténothermie de bon nombre d'espèces ;

• les variations latérales de la composition des populations lépidoptériques et la disjonction altitudinale de l'aire de répartition de certaines espèces est avant tout fonction des variations du degré d'aridité du milieu.

Source : MNHN

Le Mont Ventoux se caractérise donc par sa richesse en Lépidoptères, fait imputable à la grande variété des milieux végétaux qu'il regroupe : selon l'état actuel de nos connaissances, il héberge 1 431 des 5 120 espèces de la faune lépidoptérique française, soit 27,95 % de celle-ci. Les peuplements lépidoptériques, très diversifiés dans la zone du Chêne vert ("holocœnoses méditerranéennes chaudes" de Louis BIGOT, 1956), sont au contraire beaucoup plus homogènes dans les niveaux bioclimatiques supérieurs ("holocœnoses méditerranéennes froides et submontagnardes" de Louis BIGOT, *op. cit.*) ; ils atteignent leur densité maximum dans les étages montagnards en raison de la conjonction de la chaleur encore importante et d'une aridité modérée, ce qui laisse supposer un impact non négligeable de ces Insectes sur l'équilibre des pelouses et des fruticées de ces niveaux bioclimatiques.

La grande disparité affectant — selon les familles de Lépidoptères considérées — le rapport entre le nombre d'espèces rencontrées sur le massif du Ventoux et le nombre de celles connues de France, suggère pour certaines familles une nette sous-estimation de la biodiversité réelle. Parmi les familles numériquement les plus importantes, on relève par exemple que les Coleophoridae sont représentés par 49 espèces sur 265 (soit 18,50 % des Coléophores de la faune française), les Elachistidae par 51 espèces sur 227 (22,47 %), les Gelechiidae par 77 espèces sur 394 (19,54 %), les Zygaenidae par 31 espèces sur 39 (79,49 %), les Tortricidae par 108 espèces sur 630 (17,14 %), les Pterophoridae par 51 espèces sur 142 (35,92 %), les Pyralidae par 74 espèces sur 210 (35,24 %), les Crambidae par 85 espèces sur 272 (31,25 %), les Sphingidae par 17 espèces sur 25 (68 %), les Geometridae par 190 espèces sur 609 (31,20 %), les Hesperioidea et Papilionoidea par 138 espèces sur 257 (53,70 %), les Arctiidae par 36 espèces sur 68 (52,94 %) et les Noctuidae par 342 espèces sur 756 (45,24 %). Une moyenne calculée sur ces quatorze familles porte le taux de la diversité lépidoptérique du Ventoux à 39,28 % du total des espèces recensées en France, valeur qui paraît nettement plus proche de la réalité que celle (27,95 %) évoquée plus haut. Ces valeurs montrent par ailleurs que si les statistiques concernant les groupes faciles à étudier (Hespériides, Rhopalocères, Zygènes, Sphinx et Écailles) sont probablement quasi définitives, celles concernant des groupes d'observation difficile (Coléophorides, Géléchiides et Tortricides, par exemple) ne doivent être considérées qu'en tant qu'estimations provisoires et grossières.

L'étude fine de la répartition des Lépidoptères sur ce massif montagneux permet en outre de mieux appréhender la composition et l'organisation des peuplements lépidoptériques en fonction des séries de végétation — constatations qu'il serait toutefois dangereux de vouloir généraliser dans l'état actuel de nos connaissances. Elle montre en particulier le caractère unique du massif montagneux, qui, riche d'un patrimoine naturel exceptionnel, constitue pour la communauté scientifique un remarquable "réservoir de biodiversité" et un laboratoire naturel de tout premier ordre. Parmi les particularités les plus saillantes du peuplement lépidoptérique, il y a lieu de souligner :

• la présence de nombreux éléments orophiles, notamment boréo-alpins (quelques alpins), pour qui le Ventoux fait office de massif de refuge ; certaines de ces espèces y présentent une distribution "abyssale", pouvant descendre jusqu'à 450 m d'altitude, alors que dans les Alpes, on ne les rencontre guère au-dessous de 2 000 m ;

• la présence d'un important contingent d'espèces lusitaniennes, parmi lesquelles celles du cortège ibéro-provençal montigène utilisent aussi le Ventoux comme un massif de refuge ;

• la présence d'un grand nombre d'espèces remarquables par leur rareté en France, leur localisation ou leur endémisme dans le sud-est de la France, voire sur le Ventoux ;

• la découverte, depuis la fin du siècle dernier, de 21 entités nouvelles pour la science, de 31 espèces nouvelles pour la faune de France, de 47 espèces jusqu'alors signalées moins de cinq fois de France, de 34 espèces très rares en France et de 3 taxa endémiques du massif montagneux.

Enfin, la comparaison des observations faunistiques effectuées au début du siècle et des relevés récents montre une certaine régression de la faune lépidoptérique. Certaines espèces spécialisées ou particulièrement sensibles ont manifestement disparu ; d'autres semblent s'être fortement raréfiées. Les causes principales de ce recul de la faune lépidoptérique résident essentiellement — par ordre décroissant d'importance — dans la fermeture artificielle (reboisements) ou spontanée (régénération naturelle) des milieux, le mitage et l'aménagement touristique, l'enrésinement, l'introduction d'essences exogènes, le débroussaillement par gyrobroyage des sous-bois de feuillus et des accotements, les effets des pratiques agricoles modernes (pollution par les fertilisants chimiques et les biocides) et le surpâturage. Les milieux les plus atteints par ces régressions faunistiques sont avant tout le plateau du Mont-Serein et les secteurs les plus anthropisés du piémont du massif montagneux.

La variété des milieux représentés sur le Mont Ventoux, la richesse de sa flore et de sa faune, avec imbrication étroite d'éléments issus de sphères faunistiques très différentes (en particulier côtoiement d'espèces strictement méditerranéennes et d'espèces alpines et boréo-alpines), ainsi que son caractère encore très sauvage, en font un massif montagneux du plus haut intérêt biologique, qu'il serait urgent de protéger efficacement avant que les agressions de diverses natures n'y aient provoqué trop de dégradations irréversibles. Le label de "Réserve de la Biosphère" qui lui a été décerné en 1994 pourrait contribuer à promulguer une authentique politique de protection à l'égard de cet écosystème-modèle du milieu méditerranéen.

Source : MNHN

Jean-Paul KLEIN.– ***Mécanismes d'échanges nappe-rivière dans l'hydrosysteme rhénan : relations entre biocénoses alluviales, qualité de l'eau et connectivité*****. Thèse de Doctorat soutenue à Strasbourg le 8 janvier 1997. Jury : L. ZILLIOX, M. TRÉMOLIERES, Directeurs ; J. HUMBERT, examinateur ; R. ANTON, A. RAYNAL-ROQUES & G. PAUTOU, rapporteurs ; A. EXINGER, invité.**

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une recherche interdisciplinaire sur l'hydrosystème rhénan pour la préservation des ressources en eau et la gestion intégrée des zones alluviales. Il est consacré aux échanges eaux souterraines-eaux superficielles qui gouvernent le déterminisme des biocénoses alluviales. Les mécanismes et les relations sont analysés par l'étude de la végétation aquatique, des peuplements d'Odonates, et des bryophytes. Une partie de ces recherches a été intégrée dans l'axe d'étude "vallée fluviale" du C.E.R.E.G, URA 95 du C.N.R.S. L'objectif de cette étude est d'essayer de répondre aux questions suivantes :

- Quels sont les facteurs de causalité qui régissent la composition et la structure des biocénoses aquatiques ?
- Quel a été l'impact de l'aménagement des cours d'eau sur les nappes phréatiques et sur les écosystèmes adjacents ?
- Quel rôle de refuge jouent les écosystèmes riverains ?
- Comment utiliser les connaissances acquises sur le fonctionnement fluvial pour la mise en œuvre d'une gestion durable des milieux alluviaux ?

Différents secteurs géomorphologiques du Rhin et de ses deux principaux affluents alsaciens, l'Ill et la Moder ont été étudiés sur une période de 10 ans pour analyser les facteurs clefs du fonctionnement fluvial. Les cours d'eau précités se caractérisent par des régimes hydrologiques différents et par une artificialisation plus ou moins prononcée de leurs écosystèmes. Le Rhin, à régime nival, est en effet fortement artificialisé alors que ses affluents l'Ill et la Moder ont un régime pluvio-océanique et un champ d'inondation encore fonctionnel dans les secteurs étudiés. Ce travail nous a permis de mieux cerner le fonctionnement fluvial grâce à l'analyse des interactions entre les compartiments abiotiques et biotiques. L'approche spatio-temporelle qui a été privilégiée est à l'origine de l'utilisation d'outils de diagnostic complémentaires appartenant à différents groupes systématiques (phanérogames, bryophytes, characées, odonates). L'objectif de cette démarche est d'affiner le diagnostic écologique et fonctionnel de l'hydrosystème. La répartition et la composition des phytocénoses aquatiques nous ont permis de préciser les modalités d'échanges entre les différents compartiments de l'hydrosystème. Les résultats obtenus sont discutés dans la logique de la gestion et de la bioévaluation des milieux alluviaux.

La méthodologie utilisée se fonde sur une combinaison d'approches :

- Une méthode analytique basée sur le dosage et l'interprétation des paramètres hydrochimiques discriminants de la trophie (azote et phosphore en solution), de la saprobie (DCO) et de la minéralisation (conductivité).
- Une méthode phytosociologique (BRAUN-BLANQUET) pour l'étude des groupements végétaux aquatiques.
- Une méthode biologique qui prend en compte l'étude des peuplements d'Odonates.
- Une méthode cartographique appliquée aux hydrophytes constitue un élément pour une démarche prospective d'évaluation et de suivi spatio-temporel des biocénoses aquatiques.

Ce travail comprend quatre parties.

La première partie est consacrée à l'étude de cours d'eau drainant la nappe phréatique, et d'anciens chenaux fluviaux fossiles du cours moyen de l'Ill au sud de Strasbourg. Les cours d'eau étudiés sont à hydrogéochimie carbonatée-calcaire, oligo-méso-trophes ($N\text{-}NH_4^+ < 20$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} < 20$ µg/l), alcalins (pH 7,0 à 8,0). Lors des crues inondantes de l'Ill ils sont contaminés par de l'eau eutrophe et polluée. Les pics trophiques et l'effet de chasse d'eau structurent la composition et l'architecture des groupements végétaux. Le suivi hydrochimique et phytosociologique de ces rivières phréatiques en situation hydrologique normale et en période de crues montre le rôle efficace d'épuration des eaux de débordement grâce aux écosystèmes alluviaux. Les résultats obtenus soulignent l'intérêt de préserver les champs d'épandage des crues afin d'assurer la recharge des nappes phréatiques en eau de bonne qualité. Les chenaux fossiles à eau stagnante de l'Ill peuvent être distingués en fonction de leur localisation ou non dans le lit majeur. Dans le premier cas l'eau est eutrophe et faiblement minéralisée ; dans le second, elle est mésotrophe et moyennement minéralisée. La persistance ou l'absence de submersion par les crues s'expriment par des cortèges floristiques différents qui intègrent les variations trophiques de l'eau et des sédiments. Les phytocénoses aquatiques constituent donc de bons descripteurs du fonctionnement hydrologique qui intègrent les fluctuations de la qualité de l'eau. Elles permettent de localiser les sites d'oligotrophisation par apport d'eaux hypogées et les sites d'eutrophisation par apport d'eaux épigées et d'alluvions lors des crues inondantes.

La seconde partie porte sur l'étude du cours intérieur de la Moder situé au nord de Strasbourg. Cet affluent du Rhin se caractérise dans sa zone de confluence avec le fleuve par un réseau encore fonctionnel de bras latéraux plus ou moins connectés aux eaux de surface. Le cours inférieur de cette rivière à champ d'inondation encore actif présente des analogies avec le secteur du lit majeur de l'111 du point de vue hydrodynamique, mais s'en différencie du point de vue morphodynamique. L'étude de ce réseau hydrographique révèle des différences significatives dans la composition des groupements végétaux directement liées aux différences de statuts trophiques et de gradient de connectivité latérale avec le Rhin. Le chenal principal est eutrophe ($N\text{-}NH_4^+ \approx 200$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} \approx 240$ µg/1) alors que les bras latéraux uniquement liés à l'aval sont mésotrophes ($N\text{-}NH_4^+ \approx 30$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} \approx 30$ µg/1). Ces cours d'eau présentent un faciès alcalin (pH de 7 à 8). La répartition et la composition des groupements végétaux aquatiques montrent que sur le segment le plus proche du Rhin, la

Source : MNHN

Moder draine l'aquifère. Les bras latéraux liés à l'aval avec le chenal principal présentent une zonation longitudinale de la végétation aquatique qui est corrélée avec l'impact des crues inondantes qui charrient des sédiments eutrophes et pollués.

La troisième partie propose une analyse du fonctionnement différencié de bras du Rhin en relation avec leur degré de connectivité avec le fleuve. Le niveau trophique varie selon les secteurs : Rhinau ($N\text{-}NH_4^+ \approx 270$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} \approx 84$ µg/1), Erstein ($N\text{-}NH_4^+ \approx 10$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} \approx 20$ µg/1), Offendorf ($N\text{-}NH_4^+ \approx 70$ µg/1, $P\text{-}PO_4^{3-} \approx 90$ µg/1). Le pH est alcalin dans les 3 zones et se situe entre 7 et 8. Les réseaux hydrographiques étudiés présentent des formes fluviales variées conservant une communication plus ou moins directe avec le Rhin, ou alors sont totalement isolés. Le degré d'artificialisation est à l'origine de processus d'évolution liés à la durée d'isolement par rapport au fleuve. Il se traduit par des variations du niveau trophique qui est d'autant plus élevé que les bras sont ou non liés au chenal principal. Cet état de connexion entre le Rhin et ses écosystèmes adjacents a été analysé par le biais d'une étude comparative de la végétation aquatique phanérogamique et bryophytique qui révèle le fonctionnement hydrologique. Une nette ségrégation entre les groupements phanérogamiques et bryophytiques a été mise en évidence. Elle traduit avec précision les conditions mésologiques et notamment la nature et la granulométrie du substrat des lits fluviaux ainsi que les conditions hydrodynamiques. La composition des phytocénoses et des zoocénoses se manifeste par des modifications selon un gradient trophique croissant Ouest-Est lié au degré de contamination par des eaux souterraines en provenance du Rhin. La cartographie écologique des hydrophytes, réalisée dans le secteur test du projet de polder d'Erstein, permet de surcroît de pallier les faiblesses de l'analyse physico-chimique de l'eau liées à la variabilité et au caractère fragmentaire des paramètres analysés. Elle rend possible la visualisation et la spatialisation du niveau trophique de l'eau. La représentation cartographique qui est l'expression d'une combinaison de paramètres autorise une appréciation globale de l'écosystème aquatique. Elle montre notamment que les conditions mésologiques (stagnation de l'eau) tout autant que le niveau trophique sont à l'origine de l'expansion des néophytes à développement clonal du genre *Elodea*. Les mesures de débit confinent que le régime des anciens bras du Rhin reproduit le régime de la nappe phréatique liée au Rhin et finalement le régime du fleuve lui même. L'incidence du fonctionnement hydrologique sur le compartiment terrestre se traduit par des conditions mésoclimatiques particulières qui ont été étudiées grâce à l'écologie des bryophytes qui révèlent finement les conditions du milieu. Ainsi deux faits principaux signent l'artificialisation de la frange rhénane : l'absence d'épisodes de crue réguliers liés au contrôle de la dynamique fluviale ainsi que l'abaissement du toit de la nappe phréatique consécutif à l'aménagement du Rhin. Ces processus de dérives du statut alluvial se répercutent sur les groupements bryophytiques de façon par un appauvrissement quantitatif de leurs flores, et sur le plan qualitatif par la modification de leur composition et de leur structure.

La quatrième partie traite de la mise en œuvre des principes de gestion et de restauration des milieux riverains du Rhin sur la base des connaissances scientifiques acquises concernant le fonctionnement fluvial. L'approche pluridisciplinaire qui a été utilisée a permis d'optimiser l'évaluation patrimoniale et de mieux appréhender la complexité de l'hydrosystème, et notamment les conséquences de son aménagement sur l'organisation des biocénoses. Elle a également été à l'origine de la découverte d'espèces remarquables au niveau européen pour les différents groupes systématiques étudiés. Le passage de l'analyse à l'action, c'est-à-dire à la mise en œuvre des modalités et des techniques de gestion s'appuie sur des données analytiques et biologiques de terrain pour réaliser une bioévaluation des milieux, préalable à la définition des objectifs de gestion. L'aménagement fluvial et les activités humaines induites ont engendré des processus de déconnexion des milieux riverains avec le chenal principal qui nécessitent la mise en place d'opérations de génie écologique pour rétablir les échanges entre les communautés biologiques. La gestion intégrée des milieux fluviaux répond à des préoccupations de conservation de l'écosystème, de ses potentialités biologiques, mais également au suivi des phénomènes naturels et/ou des projets de réhabilitation. Des exemples concrets de gestion et de restauration de bras latéraux sont présentés avec une analyse des modifications induites par les opérations de réhabilitation des habitats. Dans ce cadre un concept de restauration par étapes a été proposé pour mieux mesurer les réactions des biocénoses aux conditions nouvelles. Du point de vue systémique ce travail se situe dans la logique des réalisations et des réflexions en cours actuellement, pour le classement de la bande rhénane dans le contexte transfrontalier du réseau européen Natura 2000, et de sa désignation au titre de la convention de RAMSAR. Il peut servir de support pour les prévisions et les comparaisons spatio-temporelles de l'impact des aménagements hydrauliques sur les biocénoses alluviales.

Dans l'optique de répondre aux questions posées précédemment, les résultats obtenus montrent que les groupements végétaux et les Odonates sont des descripteurs accessibles et pertinents du fonctionnement fluvial. Ils constituent également des indicateurs d'état qui signent les perturbations anthropiques ou naturelles. Leur suivi spatio-temporel permet, d'une part d'analyser la dérive du statut alluvial auquel on assiste actuellement en raison de la suppression de l'inondabilité de nombreux écosystèmes riverains du fleuve. D'autre part, il permet d'évaluer les ajustements des biocénoses aux conditions nouvelles à la suite des opérations de restauration écologique. La méthodologie utilisée constitue un précieux outil d'aide à la décision dans le cadre d'une gestion intégrée des milieux alluviaux.

La comparaison des cours d'eau dans différents secteurs contrastés du Rhin, de la Moder et de l'Ill met en exergue le caractère généralisable et valide la démarche adoptée pour préciser les facteurs clefs qui régissent le fonctionnement fluvial ainsi que son impact sur les biocénoses. La démarche à différents niveaux d'observation permet d'extrapoler une partie de nos résultats concernant l'hydrosystème rhénan vers d'autres vallées alluviales. Les données exposées montrent que le degré de connectivité

Source : MNHN

entre les différents compartiments alluviaux est l'élément déterminant (le "curseur") du fonctionnement de l'hydrosystème. Ainsi la préservation de l'intégrité des champs d'inondation permet de réalimenter les nappes phréatiques en eau épurée par les écosystèmes riverains. Cette étude montre également la complexité des processus et la multiplicité des facteurs qui déterminent la structure et la composition des biocénoses. Mais il faut souligner que le degré de connectivité entre l'organe fluvial et ses bras latéraux ne se traduit pas nécessairement par une augmentation de la diversité spécifique, notamment en raison des processus allogènes liés à la mauvaise qualité de l'eau. Enfin, ces recherches ont conduit à l'élaboration des concepts et à la mise en œuvre des modalités de gestion des réserves naturelles rhénanes.

Vincent BLANFORT.– Agro-écologie des pâturages d'altitude à l'Île de la Réunion. Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes. Thèse de l'Université de Paris-IX Orsay soutenue le 18 décembre 1996. Jury : M. A. Lacoste, président ; M. DURU & H. MANICHON, rapporteurs ; G. Balent, & D. Richard, examinateurs.

Le contexte et les enjeux

Le sujet de cette thèse concerne l'étude des relations entre pratiques d'élevage et caractéristiques de la végétation dans les systèmes d'élevage bovin d'altitude de l'Île de la Réunion. Ces systèmes y constituent l'élément essentiel de l'activité agricole et de l'aménagement des Hauts (1000-2000 m). Nous nous sommes intéressés à toutes les surfaces herbacées qu'elles soient utilisées de manière extensive ou intensive pour le pâturage, la fauche et l'ensilage.

Dans ces zones à fortes contraintes (climat, relief, sol), l'élevage grâce à l'utilisation des prairies est un facteur de lutte contre une érosion parmi les plus actives de la planète. **La gestion des surfaces en herbe doit donc satisfaire à des objectifs économiques de production animale, tout en contribuant à la gestion et la protection des espaces pastoraux.**

Notre constat de départ identifiait deux problèmes majeurs liés au fonctionnement des systèmes herbagers d'altitude :

- une production d'herbe très irrégulière en quantité et en qualité au cours de l'année qui entraînait des déséquilibres entre l'offre alimentaire et la demande du troupeau ;
- une dégradation des prairies semées, et plus généralement de l'ensemble des formations prairiales.

Notre recherche sur la maîtrise dans le temps des quantités d'herbe produite et de sa qualité, est issue de ce double constat. Elle est finalisée vers la *conception de modes de gestion des prairies qui permettent d'améliorer l'alimentation des animaux au pâturage tout en assurant la pérennité des ressources fourragères.*

Méthodologie

L'approche retenue relève de l'agro-écologie "science des systèmes écologiques modifiés par des pratiques agronomiques" où la prise en compte des processus de décision par l'agriculteur tient une place prépondérante.

Les enjeux scientifiques consistent à définir des pratiques de gestion des prairies susceptibles de concilier une productivité agronomique des ressources avec une durabilité écologique des couverts prairiaux.

La démarche de recherche, fruit d'une collaboration avec l'INRA, fait appel à une approche système reliée à une recherche analytique. Elle associe plusieurs disciplines et se déroule en milieu paysan.

Les couverts prairiaux sont vus comme des "systèmes écologiques pilotés par les éleveurs" (Balent, INRA-SAD Toulouse) et étudiés à plusieurs échelles (station écologique, parcelle, exploitation). Il s'agit d'évaluer l'influence des pratiques des éleveurs et des facteurs du milieu sur la maîtrise à court terme de la biomasse herbacée et de l'évolution sur un temps plus long de la composition botanique. Les indicateurs mobilisés (la composition botanique, la nutrition minérale, la hauteur d'herbe) constituent des outils de diagnostic liés à des objectifs de gestion, respectivement, la pérennité des prairies, la fertilisation, la conduite du pâturage tournant.

Résultats

Des séquences de la dynamique de la végétation pastorale d'altitude ont été reconstituées. Elles se caractérisent par des processus de dégradation (parfois non réversibles là où des espèces envahissantes sont présentes - Acacia, Ajonc -) et de non-durabilité des pâturages sur des pas de temps relativement courts. À l'échelle de la parcelle, les diagnostics agro-écologiques permettent d'identifier l'état et l'évolution probable de la composition botanique des différents types de prairies implantées et spontanées en fonction d'une combinaison de pratiques. La fertilisation et la conduite du pâturage tournant apparaissent comme les pratiques les plus déterminantes, en interaction avec les fortes contraintes du relief.

Le diagnostic de fertilité par l'analyse minérale de la végétation permet le calcul d'indice de nutrition (INRA Agronomie). On peut de cette manière ajuster la fertilisation des prairies à des objectifs de production d'herbe suffisante pour nourrir les animaux tout en évitant le gaspillage d'herbe et d'engrais (lessivage…) et ses conséquences négatives sur l'environnement. Les résultats montrent que les pratiques de fertilisation actuelles ne sont pas adaptées aux particularités des andosols.

L'estimation des quantités d'herbe disponibles évaluées par la hauteur d'herbe, révèle un déséquilibre entre les pratiques de gestion du pâturage tournant et de fertilisation avec les rythmes biologiques saisonniers (quantité/qualité d'herbe). La sous-consommation de l'herbe produite apparaît comme un des principaux facteurs de dégradation des prairies.

Des alternatives sont proposées. La mise en œuvre simultanée des 3 outils de diagnostic permet un "pilotage" de la sole herbagère qui conduit à un meilleur équilibre entre la production

Source : MNHN

et la consommation du troupeau. L'objectif est de disposer d'une quantité d'herbe régulièrement répartie sur l'année et de meilleure qualité tout en réduisant les pertes par sénescence en saison des pluies et le surpâturage en saison sèche. L'ensemble participe à la préservation de l'environnement par une fertilisation raisonnée et par le maintien d'une couverture du sol dense et durable.

Perspectives

Un travail évolutif.– Les méthodes, les modèles et les outils utilisés, déjà éprouvés par des équipes métropolitaines (INRA-SAD Toulouse), sont originaux dans le monde tropical. Le fait de les avoir validées à la Réunion servira d'enseignements méthodologiques pour d'autres situations tropicales.

Le caractère généralisable des méthodes employées relève d'une problématique générale de l'étude des milieux pastoraux, de la gestion des ressources fourragères et de l'espace par le pâturage avec quelques spécificités des zones intertropicales humides.

Les valorisations en cours.– À partir de questions de développement, nous avons toujours eu la préoccupation de pratiquer une recherche pour l'action en travaillant chez et avec les éleveurs, en collaboration avec l'encadrement technique.

Les méthodes retenues, les résultats obtenus ont débouché sur des applications concrètes, opérationnelles par des phases successives financées et relayées par des institutions locales. En 1995, le Conseil Régional Réunion a financé la poursuite de nos travaux sur 2 ans, sous la forme d'une opération de Recherche-Développement. Cette opération consiste à valider les diagnostics agronomiques et botaniques pour l'aide à la gestion des prairies par des suivis dans une trentaine d'exploitations allaitantes et laitières des terres d'altitude de la Réunion. Dans la lignée de cette opération, en 1996, notre partenaire principal au niveau du développement, l'Union des Associations Foncières Pastorales a créé un nouveau volet d'intervention : le conseil à la gestion des prairies auquel le CIRAD apporte son soutien scientifique et continuera d'en valoriser les résultats.

Francesca DI PIETRO.– Durabilité et organisation du paysage. Application des concepts de l'Écologie systémique au diagnostic de la gestion pastorale du territoire des vallées des Pyrénées Centrales (France). Thèse de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III), soutenue le 19 juin 1996. Jury : Jacques LAUGA, président; J.-C. LEFEUVRE, P. Cozic, A. GIBON, G. BALENT & J. BAUDRY, Examinateurs.

L'objectif de cette thèse est d'élaborer une méthodologie de diagnostic de la gestion agricole de l'espace rural, méthodologie que nous avons appliqué au territoire des vallées des Pyrénées Centrales, un espace structuré par l'activité agricole.

Pour ce faire nous avons utilisé des concepts et des méthodes issus de l'Écologie systémique.

• Le **paysage** agraire est défini comme un système écologique géré par l'homme à différents niveaux d'organisation. À la lumière de la théorie de la hiérarchie nous avons modélisé le paysage des Pyrénées Centrales en deux niveaux d'organisation : la commune et l'exploitation agricole, dont les unités spatiales élémentaires sont respectivement le terroir (une unité agro-écologique) et la parcelle. Depuis les années cinquante les pratiques agricoles collectives, qui ont façonné le paysage agraire des Pyrénées, sont abandonnées et le niveau d'organisation communal est en déclin.

• La **durabilité** du paysage est définie comme sa réponse dynamique au changement des conditions socio-économiques de l'agriculture. Notre hypothèse de travail est qu'il existe des propriétés des paysages qui les rendent plus ou moins aptes à intégrer ce changement, sans en être complètement déstructurés. À la lumière du concept d'organisation, qui associe la durabilité d'un système écologique à des propriétés mesurables, nous avons proposé quatre indicateurs de l'organisation du paysage des Pyrénées : deux indicateurs au niveau de l'exploitation (diversité des structures spatiales et complémentarité des terroirs) et deux indicateurs au niveau communal (coordination pour l'accès aux terroirs et contribution du milieu au choix des pratiques agricoles à l'échelle parcellaire).

• Les **effets de l'organisation du paysage sur le matériel biologique** ont été mesurés à travers un indicateur biologique de la durabilité du paysage : la composition botanique des prairies permanentes, qui représentent le principal élément de ce paysage ainsi que la principale ressource gérée par les exploitants. Un modèle de dynamique de la végétation prairiale déjà existant a été utilisé pour comparer les différentes prairies.

• Le **diagnostic** de la gestion agricole d'un territoire est réalisé par sa comparaison avec un terme de référence, issu du passé (début de l'évolution étudiée) ou bien d'un modèle théorique (optimisation de certaines caractéristiques). Nous avons choisi deux paysages des Pyrénées Centrales, contrastés du point de vue du stade d'évolution de la gestion pastorale et du paysage : le Luchonnais, aux pratiques pastorales collectives et au paysage plus proche de celui des années cinquante et le Haut-Couserans, aux pratiques pastorales individuelles et au paysage fortement changé.

Ce modèle de structure et fonctionnement du paysage est basé sur l'hypothèse que le déclin du niveau d'organisation communal se traduit par le déclin de la structure spatiale en terroirs (FIG. 1) ; celle-ci devrait donc être plus forte dans le Luchonnais que dans le Haut-Couserans. C'est ce que nous avons prouvé à travers les indicateurs de l'organisation du paysage, mesurés dans chaque site.

Source : MNHN

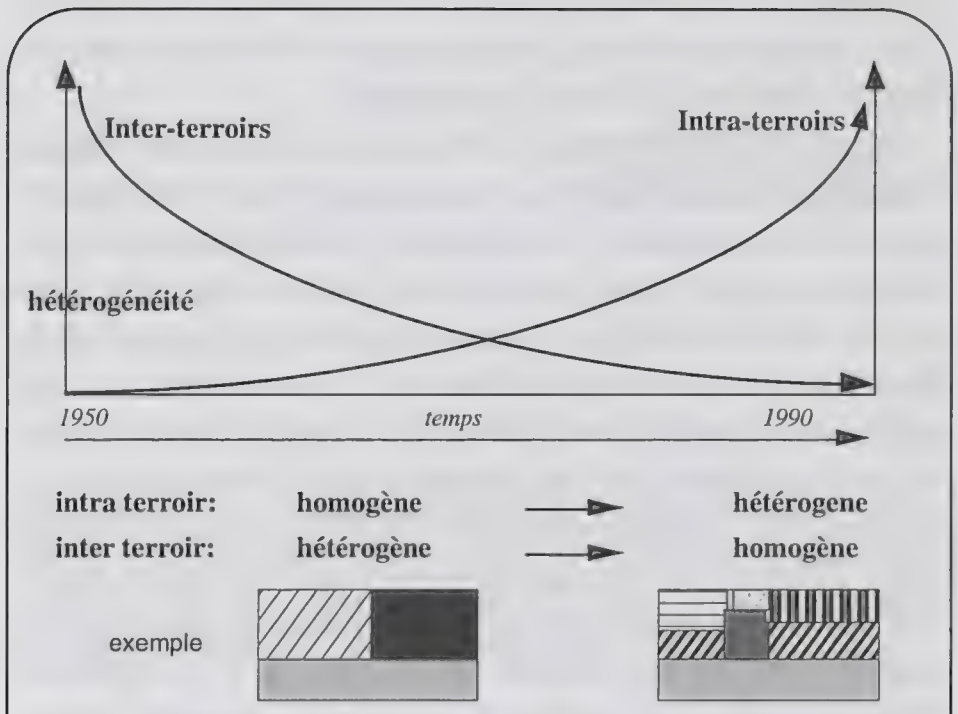


FIG. 1.– Évolution de l'hétérogénéité du paysage (d'après BALENT & GIBON, 1996)

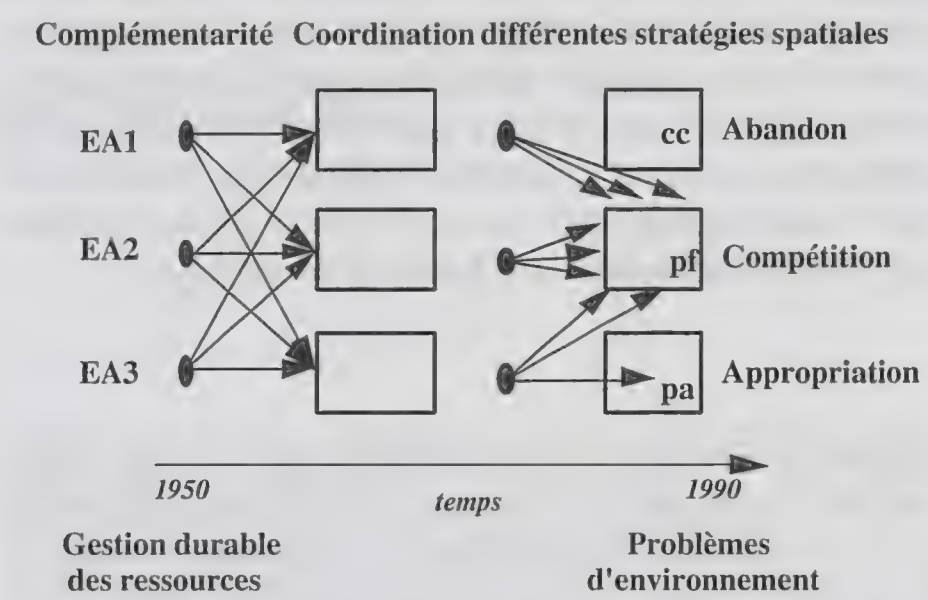


FIG. 2.– Hypothèse d'évolution de la complémentarité et de la coordination du paysage (d'après BALENT & GIBON, 1996).

• Différents types de données recueillies et analysées

Échantillonnage des communes.– Dans les deux sites, dix communes ont été sélectionnées par un échantillonnage stratifié basé sur deux typologies des communes des Pyrénées Centrales, réalisé par une Analyse en Composantes Principales (ACP) sur des données multi-temporelles et une ACP normée. Un sous-échantillon de deux communes a été défini : Oô (Luchonnais) et Ercé (Haut-Couserans).

Échantillonnage des exploitations et des parcelles.– Toutes les exploitations des 10 communes ont été enquêtées (74 enquêtes en exploitation); leur parcellaire a été localisé et décrit. Dans le sous-échantillon communal nous avons étudié la distribution des parcelles des exploitations (308 parcelles au total) dans les différents terroirs (12 terroirs à Oô, 15 terroirs à Ercé). La végétation de la plupart des parcelles en prairie permanente a été décrite par 192 relevés botaniques. Différents types d'analyses multivariées ont été utilisés dans la phase d'analyse des données.

• Diversité des ressources territoriales des exploitations

Les structures spatiales des exploitations ont été analysées par une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur sept variables et classées par une Classification Ascendante Hiérarchique sur les quatre premiers facteurs de l'AFC.

La **structure spatiale des exploitations** est plus homogène dans le Luchonnais (45 exploitations, 4 classes) que dans le Haut-Couserans, où le type d'espace utilisé par les exploitations est très hétérogène (29 exploitations, 5 classes).

La **complémentarité** et la **coordination** dans la gestion des ressources sont plus élevées à Oô qu'à Ercé : les exploitations d'Oô utilisent une diversité de terroirs supérieure à celle utilisée par les exploitations d'Ercé (FIG. 2).

• Les déterminants de l'utilisation de l'espace : Milieu vs Exploitation.

La contribution du milieu au choix des pratiques agricoles à l'échelle parcellaire (Opérations Techniques) a été mesurée à travers des AFC avec Variables Instrumentales.

Le choix des pratiques agricoles dépend davantage du milieu à Oô (74 % de la variance expliquée) qu'à Ercé (54 %). Au contraire, les caractéristiques de l'exploitation qui met en œuvre les pratiques pèsent davantage à Ercé (46 %) qu'à Oô (26 %) sur le choix des Opérations Techniques. Dans le paysage organisé (Oô), en connaissant la localisation d'une parcelle on peut en prédire l'utilisation; à Ercé, par contre, l'utilisation d'une parcelle dépend en mesure quasi égale de sa localisation et des traits de l'exploitation qui la gère.

• Les unités paysagères en émergence. L'analyse de la composition botanique des prairies d'Ercé montre la forte hétérogénéité des types de végétation à l'intérieur des anciennes unités paysagères (les terroirs) aussi bien que dans les unités paysagères en émergence, à l'exclusion du fond de vallée. La structure spatiale du paysage semble évoluer d'une diversité de ressources observables à une échelle fine, vers une dichotomie versants/fond de vallée.

Conclusions

• Durabilité écologique vs Viabilité économique. Le site où la durabilité du paysage est plus menacée (Haut-Couserans) est également celui où les critères de viabilité économique des exploitations sont les plus favorables (exploitations de grande taille). Au contraire, dans le Luchonnais, où le paysage est plus durable sur le plan écologique, les exploitations répondent mal aux critères de viabilité économique dominants jusqu'à une époque récente (exploitations de petite taille, persistance des pratiques collectives).

• Des outils pour l'aménagement de l'espace rural. Ce travail associe l'analyse des éléments du fonctionnement du paysage

Source : MNHN

(niveaux d'organisation) et l'analyse des éléments de sa structure spatiale (échelles d'observation). Il souligne la nécessité, pour une politique d'aménagement efficace, de s'adresser à des échelles compatibles avec les niveaux d'organisation relatifs. Ceci explique certaines incohérences des mesures agri-environnementales, qui ne s'adressent pas toujours aux échelles adéquates (des exemples sont fournis dans les sites étudiés), ce qui peut être à l'origine de l'échec des politiques européennes de préservation des paysages.

Romain GARROUSTE.– ***Les punaises du riz en Guyane : synécologie et contributions à l'écologie et à la génétique d'*****Oebalus poecilus** ***Dallas 1851 (Hemiptera, Pentatomidae).*** **Thèse de Doctorat soutenue à Marseille le 13 janvier 1995. Jury : M. ROUX, Président ; P. BLANDIN & H. DESCIMON, rapporteurs ; L. BIGOT & J.-F. SILVAIN, examinateurs.**

Le peuplement des Pentatomidae (Insecta, Hemiptera, Heteroptera) du riz et des graminées en Guyane (nord de l'Amérique du Sud, 5°N) a été étudié en relation avec les communautés végétales adventices et naturelles, et au moyen d'une étude multivariée du chevauchement des niches trophiques (plantes - hôtes) de chacunes des espèces.

Parmi ces Pentatomidae, *Oebalus poecilus* est une punaise séminivore connue pour être un ravageur du riz sur l'ensemble du continent Sud américain, et se distingue par ses pullulations spectaculaires dans les rizières de la région de Mana. Ces pullulations sont décrites et les aspects biologiques et écologiques du cycle de développement saisonnier sont étudiés, en comparaison avec une population tempérée du sud du Brésil. Un arrêt de développement imaginal en relation avec un polyphénisme saisonnier est mis en évidence. Les différents morphes sont décrits de façon biométrique. Une étude du polymorphisme iso - enzymatique permet de vérifier l'homogénéité génétique de la population étudiée et fait ressortir une structure de type métapopulation. L'ensemble des résultats obtenus permet de faire l'hypothèse d'une origine tempérée des populations tropicales d'*O. poecilus*. Afin de réduire l'impact sur l'environnement des applications d'insecticides, les bases d'une lutte intégrée sont données en s'appuyant sur les possibilités d'utilisation des facteurs biotiques de régulation des populations de cet insecte (parasitoïdes, pathogènes).

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES*

REYNOLDS, C. S.– ***Vegetation Processes in the Pelagic : a Model for Ecosystem Theory*** **by Excellence in Ecology n° 9 published by Ecology Institute, D-21385 Oldendorf/Luhe, Germany. ISSN 0932-2205, 1997 - XXVII + 371 pp.**

Ce livre fait partie de la collection "Excellence in Ecology", qui rassemble les ouvrages écrits par les lauréats du prix de l'Institut International d'Ecologie d'Oldendorf (Allemagne). Ce prix récompense chaque année un chercheur en écologie aquatique ou terrestre pour l'intérêt de ses travaux. L'introduction est d'ailleurs consacrée à une brève présentation de l'Institut d'Ecologie et des 11 derniers lauréats. Le présent ouvrage, publié en 1997, correspond au prix décerné en 1994 au Dr C.S. REYNOLDS dans le domaine de la limnologie.

Neuf chapitres structurent le corps du livre. Le premier est consacré à la description du phytoplancton. Sont ainsi passés en revue les principaux groupes de microalgues et le bactérioplancton photosynthétique. 26 associations d'espèces sont présentées comme étant caractéristiques des principaux milieux d'eau douce.

Le deuxième chapitre décrit de façon très détaillée l'environnement pélagique au travers des principaux facteurs physico-chimiques (mouvement de turbulence, énergie lumineuse, $C0_2$, nutriments...), facteurs ascendants de contrôle du développement phytoplanctonique. Un accent particulier est mis sur les caractéristiques physiques de l'eau et leur incidence sur les processus de sédimentation, de flottaison et de transport des cellules phytoplanctoniques. L'auteur rappelle à cette occasion que l'échelle et la fréquence des mouvements de turbulence constituent un des facteurs essentiels de l'écologie du phytoplancton.

Le troisième chapitre permet à l'auteur d'analyser très finement, notamment au niveau moléculaire, les différents mécanismes qui permettent à la végétation pélagique d'accéder aux ressources du milieu (lumière, carbone, nutriments...) dans un environnement très dilué et caractérisé, généralement, par de faibles énergies lumineuses.

La croissance de la végétation pélagique fait l'objet du 4e chapitre, lequel est consacré, plus précisément, au temps de génération des algues planctoniques qui constitue une échelle de temps essentielle pour l'étude de l'écophysiologie du phytoplancton. Sont ainsi abordés les principaux facteurs qui interviennent dans la croissance, la reproduction et la dynamique des populations.

L'objet du 5e chapitre est de considérer le développement du phytoplancton en milieu naturel au travers d'un modèle dynamique qui permet de distinguer les adaptations morphologiques nécessaires à l'exploitation d'un environnement riche en ressources nutritives (petite taille, rapport surface/volume élevé), de celles nécessaires en conditions limitantes (optimisation de l'acquisition des ressources, mobilité...). Abordant la question des stratégies de développement, l'auteur retient le concept C-S-R proposé initialement par GRIME (1979) pour les plantes supérieures et qui permet de regrouper les espèces phytoplanctoniques en trois catégories ("invasive, acquisitive and acclimating strategists").

Le 6e chapitre est consacré à une revue de l'ensemble des processus de pertes qui affectent la végétation pélagique parmi lesquels les plus importants sont la sédimentation, la mortalité cellulaire, la consommation par les prédateurs et les pertes liées au parasitisme. Il est à noter que ces différents processus affectent de façon sélective le phytoplancton et contribuent ainsi à établir la dominance de certaines espèces.

Dans le 7e chapitre, C.S. REYNOLDS aborde l'organisation et la structure des communautés phytoplanctoniques et leur évolution temporelle aux échelles saisonnière et interannuelle, les observations étant resituées dans le contexte général des successions écologiques. L'auteur assimile la périodicité saisonnière du phytoplancton à une succession autogénique fréquemment brisée par des perturbations allogéniques de l'environnement physique.

Le 8e chapitre concerne la régulation des écosystèmes pélagiques et tend à mettre en relief la hiérarchie des liens existant entre les processus au niveau de l'écosystème et les propriétés écophysiologiques des espèces phytoplanctoniques.

Enfin, dans le dernier chapitre, intitulé "Leçons et Applications", C.S. REYNOLDS démontre que certains principes de fonctionnement des milieux pélagiques peuvent être appliqués aux écosystèmes terrestres, et qu'une telle approche écosystémique peut servir efficacement la protection et la gestion des ressources en eau.

Finalement, ce livre extrêmement dense et très bien documenté est, sans doute, l'ouvrage le plus complet écrit à ce jour sur la végétation pélagique. Au travers de notions qui lui sont chères et qu'il développe depuis plusieurs années, C.S. REYNOLDS cherche à définir dans quelle mesure l'étude des milieux pélagiques peut aider à la compréhension générale des systèmes vivants.

Il apparaît ainsi qu'en raison des très brèves échelles de temps auxquelles se déroulent les processus pélagiques, les communautés phytoplanctoniques peuvent constituer des modèles d'étude

---

* Les textes intégraux sont accessibles sur le site Internet (http : // home.worldnet.fr/ecologie/

Source : MNHN

pertinents pour la compréhension des processus qui se produisent à des échelles de temps beaucoup plus longues, notamment dans les écosystèmes terrestres.

Un glossaire très détaillé des unités et des symboles et un résumé à la fin de chaque chapitre complètent utilement cet excellent ouvrage, qui, à l'exception de quelques développements mathématiques difficiles à suivre pour les non-spécialistes, est d'une lecture aisée. Tout au plus, peut-on regretter l'absence d'un index général.

Christian AMBLARD

T. JAFFRÉ, R.D. REEVES & T. BECQUER.– *Écologie des milieux sur roches ultramafiques et sur sols métallifères*. Doc. Scientifiques et Techniques, ORSTOM, volume spécial. 306 p. Juin 1997 - Actes de la 2e Conférence Internationale sur l'Écologie des milieux serpentiniques. Nouméa, 31 juillet-5 août 1995.

Rappelons tout d'abord que "ultramafique" est synonyme d'ultrabasique. Ces roches contiennent plus de 90 % de minéraux ferro-magnésiens (olivine, pyroxènes, amphiboles).

Cet ouvrage, associant le français et l'anglais, est subdivisé en cinq parties :

Session I : Caractéristiques physiques et chimiques des sols issus de roches ultramafiques (5 articles - 4 sur Nouvelle Calédonie, 1 sur Australie - 47 pages au total)

Session II : Caractéristiques microbiologiques des sols issus de roches ultramafiques (2 articles + 2 courtes notes - 22 pages au total).

Session III : Les formations végétales, la flore et la faune des milieux sur roches ultramafiques (8 articles + 6 courtes notes - 77 pages au total).

Session IV : Écologie et phytochimie des plantes associées aux sols métallifères (3 articles + 3 courtes notes - 31 pages au total).

Session V : Aspects physiologiques de la tolérance des plantes aux sols métallifères (1 article + 4 courtes notes - 17 pages au total).

Session VI : Végétalisation et réhabilitation des sols métallifères (1 "plenary lecture" + 7 articles + 1 courte note - 63 pages au total).

La Nouvelle Calédonie est de loin la région du monde la plus riche en espèces endémiques ultramafiques et en curiosités botaniques (par exemple l'hyperaccumulateur de nickel *Sebertia acuminata)*. Un tiers de la surface de la Grande Terre correspond à des affleurements des roches ultramafiques sur lesquels se sont développés soit des sols eutrophes ou des vertisols hypermagnésiens, soit des sols ferrallitiques "ferritiques". Ces derniers sont les plus étendus, développés sur les massifs de péridotites et dans les plaines (sols alluvio-colluviaux). Les sols ferritiques sont très pauvres en P, K et Ca, déficients en azote et fréquemment déséquilibrés par de fortes teneurs en Mg, sans oublier une toxicité directe par Ni et Mn. En Nouvelle Calédonie, l'activité minière (extraction du nickel et du chrome) a provoqué de grands dommages environnementaux et biologiques. On y tente aujourd'hui une réhabilitation et une revégétalisation avec des espèces adaptées. C'est pourquoi 12 articles et 5 courtes notes sont consacrés aux sols, à la végétation ou à la restauration des terrains miniers de Nouvelle Calédonie.

Cinq articles et 3 courtes notes présentent un intérêt général (dont une "plenary lecture" intitulée : "La restauration des sites miniers métallifères - un tour d'horizon écologique" par A.D. Bradshaw), Les sols australiens sont l'objet de 3 articles et une courte note. Les autres pays évoqués au moins une fois sont les Philippines, l'Afrique du Sud, la Nouvelle-Zélande, le Canada, Cuba, l'Italie, l'Allemagne, la Californie, la Grèce et le Portugal.

BONZON *et al.,* ont étudié les facteurs de fertilité et les conditions de mise en valeur des sols ferrallitiques ferritiques du sud de la Nouvelle Calédonie. Les problèmes de fertilité de ces sols sont très difficiles à résoudre alors que les sols arables des vallées présentent un grand intérêt économique pour le maraîchage et l'horticulture à proximité de la capitale Nouméa. La carence en phosphore peut être levée par une application de 7 t /ha de P2O5 mais on ne sait pas encore quelle est la pérennité de ces résultats. En ce qui concerne la toxicité du nickel, on dispose désormais de tests pour sélectionner les espèces et variétés résistantes ou tolérantes (culture en solutions hydroponiques) mais leur validité est encore à tester au champ. Les principales recherches portent sur les relations entre les caractéristiques chimiques et physiques du profil cultural et l'enracinement des plantes cultivées. En effet, le caractère superficiel des enracinements constitue un facteur limitant du développement des cultures, notamment des plantes pérennes. Bourdon et al. traitent justement de ce problème et montrent que la compacité est probablement un facteur aussi important pour limiter les enracinements à faibles profondeurs (10 cm en sols de piedmont - 60 cm en sols de plaine) ou faire varier la végétation que des caractères chimiques (toxicité par Ni, Mn ou Co).

BECQUER *et al.,* ont cherché à évaluer la disponibilité du nickel sur les sols ferrallitiques ferritiques utilisables pour l'agriculture dans le sud de la Nouvelle Calédonie. Pour des teneurs similaires en nickel (environ 1 % de NiO), les teneurs extraites par KCl 1M ou par le DTPA sont très faibles sur piedmont (0 à 8 mg/kg) alors qu'elles peuvent atteindre 60 à 120 mg/kg dans les horizons de surface des sols colluvio-alluviaux. Les teneurs en Ni extraites par KCl ou le DTPA diminuent fortement avec la profondeur ce qui suggère qu'il pourrait être fortement lié aux matières organiques. Mais d'autres facteurs interviendraient également : l'existence d'un engorgement temporaire et la présence de minéraux silicatés altérables mal cristallisés. Un indice de toxicité du nickel a été proposé et testé. Il tient compte à la fois des effets négatifs du Ni et des effets bénéfiques du Ca et du Mg. Cette valeur de ItoxNi varie largement selon les caractères

Source : MNHN

pédologiques des sols mais aussi selon les pratiques culturales : apports de fertilisants ou d'amendements. Il serait plus sensible aux variations des conditions édaphiques dans le temps et l'espace que les extractants chimiques.

La microbiologie des sols métallifères n'en est qu'à ses débuts. La principale communication (Amir et Pineau) parvient aux conclusions suivantes : les métaux présents dans les sols miniers néo-calédoniens ont bien un effet dépressif sur la microflore autochtone (surtout le nickel) ils constituent donc un facteur limitant de l'activité microbienne. Mais ces effets limitant de différents métaux ne se cumulent pas mais semblent se neutraliser partiellement. La germination des spores est plus sensible à la toxicité métallique que la croissance mycélienne, d'où la mycostase qui règne dans ces sols. Il y aurait une adaptation des souches fongiques aux fortes teneurs en métaux de leur milieu. Une autre communication montre que, malgré le caractère inhospitalier des sols miniers, de nombreuses espèces végétales sont mycorhizées ce qui favorise l'assimilation d'éléments majeurs peu disponibles tels P et N. Afin de revégétaliser les terrains miniers, l'apport de plantes mycorhizées cultivées en serre pourra-t-il être associé à la technique du semis hydraulique ?

La réhabilitation de terrains miniers se heurte à des contraintes écologiques extrêmes : non seulement une composition chimique des substrats saprolitiques et ferrallitiques défavorables (carence en éléments nutritifs, toxicités, rapport Ca/Mg très faible), mais aussi une hétérogénéité des matériaux, une faible capacité de rétention en eau, le compactage des surfaces horizontales, et un climat régional rude caractérisé par des pluies fortes et irrégulières, des vents violents et des températures froides la nuit et pendant certaines saisons. Les techniques de revégétalisation les plus efficaces font appel à des mélanges de 35 espèces indigènes pionnières parmi lesquelles de nombreuses herbacées de la famille des Cyperacées. Après une phase de collecte des graines dans le milieu naturel, la production de plants en pépinières est une phase primordiale. Ces deux premières phases sont réalisées avec l'aide des villageois mais les quantités collectées demeurent insuffisantes. De véritables cultures par des agriculteurs seront nécessaires. La plantation manuelle s'avérant lente et coûteuse, la technique du semis hydraulique tend à se développer. Bien adaptée pour le traitement de vastes surfaces ou de terrains pentus et peu accessibles, elle permet d'apporter simultanément au sol les graines, les fertilisants et divers adjuvants (activateurs biologiques, conditionneur de sol, mulch fin).

Denis BAIZE

***Understanding marine biodiversity*.– National Research Council. National Academy Press, 1995.**

La rédaction et l'édition de cet ouvrage ont été coiffées par un "Committee on Biological Diversity in Marine Systems" composé de 13 scientifiques lesquels peuvent être considérés comme parmi les plus compétents des USA même si on pourrait s'étonner de l'absence de tel ou tel. Ce Comité était en fait une émanation du National Research Council au travers de l'Ocean Studies Board et du Board on Biology du N.C.R. Il s'agit, comme le souligne le sous titre d'un "Research Agenda for the Nation". Cette restriction volontaire à la "Nation" est bien visible en consultant la bibliographie laquelle ne fait qu'un appel mesuré aux travaux extérieurs aux États Unis d'Amérique. Cet ouvrage est issu d'un Workshop tenu à Irvine, CA les 24, 25, et 26 mai 1994. On pourrait considérer que cet Atelier était néanmoins international, une de nos collègues hollandaises y ayant participé.

Qu'on ne voit point dans ce qui précède une once de moquerie, mais simplement la constatation de faits.

Si j'osais parodier KANT, après ce jugement de fait, je passerai au jugement de valeur.

Bien entendu, les spécialistes des problèmes de la diversité biologique marine considèreront qu'ils ont déjà une bonne connaissance de ce qu'ils lisent dans les cinq premiers Chapitres et il leur sera rétorqué que c'est bien la moindre des choses ! Le sixième Chapitre "Biodiversity research Program" est, le plus souvent, très intéressant. Au-delà de propositions convenues que l'on rencontre partout, par exemple le caractère indispensable d'utiliser au maximum les outils de la "Molecular Genetics", il en est d'autres, trop souvent, négligées et qui tiennent de la "Retrospective Analysis : Importance of an Historical Perspective", prônant, entre autres, "another promising historical approach that has been almost entirely ignored is the systematic study and evaluation of Museum and archived collections (Box 10) and of monographs from the eighteenth through the early twentieth centuries" Lequel d'entre nous imagine le CNRS lui accordant des subsides pour aller s'empoussiérer dans nos Musées de Province ?

Mais c'est à partir de cette suggestion de nos collègues américains que je ferai une allusion appuyée aux "Boxes" puisqu'il vient d'être question de la Box 10. Il s'agit d'insertions dans le texte, typographiquement bien détachées, des sortes de "condensés" allant d'une demi-page à une page, des données les plus importantes, les plus innovantes contenues dans le texte général, voire même qui ne s'y trouvent point explicitement traitées, bref ce qui a intéressé le plus les participants au Workshop ou les membres du Comité. Le signataire de cette analyse a été vraiment enthousiasmé par ces "Boxes" qui lui ont paru rassembler la "substantifique moelle" de cet ouvrage (si j'ose utiliser cette formule bien usée).

Si "Understanding marine Biodiversity" ne représente peut-être pas tout à fait "a fundamental change in our approach towards studying the Ocean" comme le prétend le "prière d'insérer", c'est en tout état de cause un document important qu'il est bon de connaître et, éventuellement, d'utiliser.

Il semble que l'on puisse se procurer cet ouvrage à la National Academy Press, 2 101 Constitution Avenue NW, Washington, DC, 20418. Il est catalogué à la Library of Congress (apparemment) sous le n° 94-44420.

Gérard BELLAN

Source : MNHN

VOGT, K.A, GORDON, J.C., WARGO & J.P. VOGT, D.J.– *Ecosystems : Balancing Science with Management*. Springer-Verlag, New York, 1997.

Cet ouvrage collectif, qui fait appel, entre auteurs et collaborateurs, à dix-neuf personnes appartenant, pour la plupart, à la *School of Forestry and Environmental Studies* de l'Université de Yale a pour objectif déclaré celui de proposer un paradigme nouveau concernant l'aménagement des écosystèmes.

Ce livre comporte 6 chapitres et un appendice (constituée par un schéma synoptique qui trace des correspondances entre l'évolution - théorique et factuelle - de l'écologie en tant que discipline scientifique et les politiques et les lois concernant l'amenagement du territoire).

Au premier chapitre introductif, qui décline les axes portants du livre, suit le deuxième chapitre qui propose une synthèse critique des théories et des pratiques qui ont structuré l'écologie écosystémique.

La revue est dense, même si quelques fois trop rapide. De la confrontation théorétique entre CLEMENTS et GLEASON concernant la nature des communautés végétales à la proposition de TANSLEY du terme "écosystème", avec ses sens multiples, en passant par les approches différentes de l'écologie des populations et des communautés par rapport à l'écologie focalisée sur les cycles de matière et les flux d'énergie d'ODUM, ou bien, la problématique biogéographique concernant l'abondance des espèces aux différentes échelles spatiales, la plupart des topos écologiques y sont analysés. À l'évaluation des résultats du Programme Biologique International, suit l'évaluation de programmes plus américo-centriques tels que : le programme LTER (Long-Term Ecological Research) des années '80, ou bien, les plus recents programmes, analysés aussi dans le quatrième chapitre, de l'EMAP (Environmental Monitoring and Assessment Program) et de l'NAPAP (National Acid Precipitation Assessment Program).

Le deuxième volet du deuxième chapitre concerne une revue historique des politiques d'aménagement des écosystèmes, ainsi qu'une revue des différentes définitions du terme "*management*" par un ensemble varié d'acteurs tels que : les universitaires, les services forestiers, le département de l'aménagement du territoire du ministère de l'intérieur, l'organisme gouvernemental pour la protection de l'environnement, seulement pour n'en citer que quelques-uns - "naturellement", les références sont essentiellement américaines. La définition proposée de l'"*ecosystem management*", qui se veut opérationnelle, met particulièrement en relief, dans ce type d'étude, la nécessaire connexion existante entre les sciences naturelles et les sciences sociales, la prise en compte de paramètres comme la biodiversité et la production des écosystèmes, la construction d'outils diagnostiques qui permettent de déceler le "point de non retour" des écosystèmes, à partir duquel la perte de certaines fonctions et caractéristiques des écosystèmes est inévitable, l'évaluation des pertes et des bénéfices résultants de l'utilisation sociale des milieux naturels.

Le troisième chapitre concerne les différentes connaissances qui sont jugées comme nécessaires dans les études des écosystèmes en ayant comme finalité leur aménagement. Premièrement, on souligne l'importance de la prise en compte de certaines échelles spatiales dans l'étude des écosystèmes (*individual plant*, *stand*, *watershed*, *landscape*, *biome*, *ecoton*). Deuxièmement, on affirme qu'afin de comprendre quelles doivent être les activités d'aménagement des écosystèmes un ensemble de variables doivent être identifiées (la production primaire nette, l'état de sols - à cet égard une liste d'"*health indicators*" est proposée -, les ressources abiotiques, les analyses écophysiologiques, la diversité biologique aux niveaux : génétique, spécifique et écosystémique).

Le quatrième chapitre s'occupe des signes à partir desquels diagnostiquer des changements majeurs dans les écosystèmes. L'objectif est celui d'identifier les signes d'une dégradation de l'écosystème qui rendra plus ou moins difficile la récupération des phases précédentes caractérisées par un niveau plus élevé de "*ecosystem health*" (c'est-à-dire : *ecosystem stability*, *resilience* et *resistance*). Pour l'aménageur qui doit garder les fonctions d'un écosystème à l'intérieur d'une échelle de valeurs qui impliquent la récupération de ses potentialités fonctionnelles, il est déterminant l'identification de ces indicateurs qui lui signalent des changements, dus à des perturbations naturelles ou humaines, de type structurel et/ou fonctionnels. Comme indicateurs d'une dégradation écosystèmique les auteurs rappellent, entre autres : l'augmentation du parasitisme, la diminution des microbes symbiotiques sur les racines des plantes, une diminution de la diversité spécifique ou la prédominance d'une espèce dans un lieu déterminé, la diminution de la production primaire nette, l'augmentation du métabolisme de la communauté.

Le cinquième chapitre propose des études de cas d'aménagement d'écosystèmes forestiers (Pacific Northwest, Adirondack Park), l'utilisation commerciale du bois des forêts par les compagnies telles que la Mead Corporation ou la Westvaco. Enfin, dans le sixième chapitre la perspective de l'aménagement des écosystèmes se concrétise dans une dizaine de principes dont on retiendra les suivants : "*(the) humans are part of ecosystem*", et donc nécessairement il faudra tenir compte des leurs valeur et objectifs dans l'aménagement des écosystèmes ; les frontières des zones à aménager doivent être clairement définies ; la base légale qui permet les différentes formes d'aménagement doit être identifiée. Enfin, en conclusion, la philosophie des auteurs concernant l'"*ecosystem management*" peut être résumée en disant que lorsque l'on concrétise des pratiques d'aménagement du territoire on peut garder les fonctions fondamentales des écosystèmes en minimisant les risques futurs de catastrophe écologique.

On remarquera que dans l'ensemble du livre la proposition d'une approche d'aménagement des écosystèmes est ressenti comme une continuation de l'écologie écostèmique traditionnelle, mais en même temps, même en reconnaissant que dans l'écrit de LEOPOLD (1949, *A sand County Almanac*) on peut retrouver des signes anticipateurs, elle se propose comme un

Source : MNHN

paradigme nouveau qui propose une nouvelle vision écologique du monde. Le terme passe-partout qui permettrait cette "révolution paradigmatique" est encore une fois, dans l'histoire de l'écologie, l'adjectif "holiste". Les auteurs nous disent que : "*Researchers and managers have accepted the need to get away from the piecemeal approach and to adopt a more holistic ecosystem approach. The holistic approach is perceived not to degrade ecosystems nor to change them sufficiently such that they are unable to mantain species or functions*" (p. 10). Et encore : "*Use of the ecosystem approach would encourage researchers and managers to examine a system holistically*" (p. 11).

Déjà ODUM avait fait de ce terme le signe distinctif de l'écologie énergétique, mais il avait échoué en nous proposant une forme de crypto-réductionnisme qui dans le meilleur des cas pouvait être interprété comme un "systémisme physicaliste" qui ne prenait guère en compte les "propriétés émergentes" des écosystèmes - qu'il confondait, d'ailleurs, avec les propriétés collectives (SALT, G.W., 1979, *American Naturalist*, 113, pp. 145-149). Dans l'écologie écosystémique odumienne le holisme était utilisé à contresens, mais au moins il gardait une signification forte. Dans ce texte, par contre, le terme va à la rencontre d'une banalisation qui ne nous éclaire pas sur la réelle portée de la perspective proposée. En effet, l'utilisation du terme "holiste", qui accompagne souvent le terme "approche", ne s'éloigne guère de la signification de perspective d'analyse inter-disciplinaire ou bien de prise en compte synchronique de variables écologiques et sociologiques. C'est peut-être pour cela qu'un des endroits où le terme recourt concerne les industries forestières qui sous la pression de l'opinion publique "*are in the process of shifting their management paradigms from maximum sustained yield and multiple use to a broader, more holistic approaches*" (!) (p. 318). Autrement dit, les industries forestières afin de pouvoir continuer à "exploiter" les forêts doivent intégrer "*holistically*" un certain nombre de besoins sociaux (protéction d'espèces en voie de disparition, conservation de l'habitat...). Tout cela permettrait d'accéder à la "*green certification*" qui attesterait qu'elles sont en train de suivre des pratiques "politiquement correctes", propres au système de l'"*ecosystem management*". Une fin bien décevante pour une approche qui devrait représenter une nouvelle manière d'aborder les problématiques socio-écologiques.

À remarquer, enfin, que, peut-être pour mieux mettre en relief la relative nouveauté de leur perspective, les références à la "*landscape ecology*" des années '80 (entre autres, FORMAN, GODRON, NAVEH, LIEBERMAN & URBAN) modèle aboutit de prise en compte des relations homme-nature, sont réduites au minimum.

Ce texte intéressera, naturellement, tous ceux qui font de l'aménagement du territoire, ainsi que, tous ceux qui veulent suivre les dernières transformations de la recherche écologique américaine se situant entre systèmes naturels et sociaux.

Donato BERGANDI

O.T. SOLBRIG, H.M. VAN EMDEN & P.G.W.J. VAN OORDT, editors. - Biodiversity and Global Change. Revised Edition. CAB International, Wallingford, UK, c/o International Union of Biological Sciences (IUBS), Paris, France, 1994. X +227 pages. ISBN 0 85198 931 4.

Ce livre présente le Compte rendu du Symposium "Biodiversité et changements globaux" qui a eu lieu à l'occasion de la 24e Assemblée génarale de l'Union Internationale des Sciences Biologiques (IUBS) tenue à Amsterdam, Pays-Bas du 1 au 6 septembre 1991. Une première édition avait été publiée en 1992 (IUBS Monograph 8). Toutefois, une nouvelle édition est apparue souhaitable en raison de la mise en place du programme IUBS-SCOPE-UNESCO *Diversitas*, et de l'intérêt croissant des scientifiques, des enseignants et du publique sur ce problème.

Les 18 communications au Symposium sont groupées en quatre parties : Introduction, Considérations théoriques, Biodiversité dans l'espace et dans le temps et Conservation de la biodiversité : aspects naturels et humains. Dans l'Introduction le Professeur La Rivière, Secrétaire général du Conseil International des Unions Scientifiques (ICSU), expose le rôle de l'IUBS dans les recherches concernant la biodiversité et les changements globaux (comm. 1). L'importance de l'étude des changements globaux réside dans une meilleure connaissance de la façon comme le système "terre" travaille et comment ces changements arrivent, et dans la compréhension des causes et des mécanismes qui les governent. Parallèlement, les recherches sur la biodiversité sont importantes parce qu'elle constitue la partie vivante du globe, voire de l'univers, est l'entrepôt d'articles économiques sous-exploités, voire non connus, et est une partie primordiale de support de la vie. Le Ministre de l'Environnement des Pays-Bas, Monsieur Hans Alders rappelle à son tour que des problèmes comme l'effet de serre et l'éclosion du trou de l'ozone, sont devenus des cas politiques au niveau mondial (comm. 2). La notion de biodiversité, aussi bien génétique que spécifique et écologique (comm. 3), est introduite et définie par le Professeur Solbrig (Université d'Harvard). Il évoque aussi les possibles conséquences naturelles et effets économiques de la perte de cette diversité biologique qui est plus qu'une ressource, elle est une propriété des systèmes vivants. Parmi les Considérations théoriques, l'analyse des systèmes dynamiques en relation avec la complexité biologique et les changements globaux (comm. 4) est exposé par le Professeur Nicolis de l'Université Libre de Bruxelles. La biodiversité au niveau moléculaire (comm. 5) est traitée par le Professeur Monoulou (Université Paris-Sud) qui donne quelques exemples qui aident à augmenter notre connaissance sur la biodiversité et à évaluer son avenir. La diversité génétique et son rôle sur la survie des espèces (comm. 6) sont analysés par le Professeur van Delden de l'Université de Groningen (Pays-Bas). Le Professeur LOVELOCK (UK), père de la théorie Gaia, présente son modèle géophysiologique de la Terre en relation avec la biodiversité (comm. 7). L'inventaire, l'estimation et la compréhension de l'existence et de l'extinction du nombre d'espèces (comm. 8) sont abordés par le Professeur May de l'Université d'Oxford qui ouvre

Source : MNHN

la section la Biodiversité dans l'espace et dans le temps. Le rôle de la diversité des microorganismes dans le fonctionnement des écosystèmes (comm. 9) est développé par le Professeur HAWKSWORTH de l'Institut International de Mycologie (UK). Les grandes lignes de l'évolution des êtres vivants peuvent être déduites des séquences 5S de l'ARN ribosomal (comm. 10), selon le Dr. Hori de l'Université d'Hiroshima. De façon similaire à celle observée dans les écosystèmes terrestres, la biodiversité marine joue un rôle important dans les changements globaux et le fonctionnement des écosystèmes marins, dont le Professeur LASSERRE (Université Pierre et Marie Curie, Paris) cite quelques exemples (comm. 11). Le même rôle de la diversité biologique dans les changements globaux et le fonctionnement des écosystèmes est analysé en relation avec la diversité des mammifères (comm. 12) (Académicien SOKOLOV, Académie russe des Sciences, Moscou), la biodiversité dans les écosystèmes de savane (comm. 13) (Professeur MEDINA et Dr. HUBER, Institut Vénézuélien de Recherches Scientifiques), et la biodiversité dans les communautés végétales (comm. 14) (Professeur van der Hammen, Université d'Amsterdam) et animales (comm. 15) (Professeur Stock, Pays-Bas). La dernière section développe le thème, "les aspects naturels et humains de la Conservation de la Biodiversité". Professeur Urban et collaborateurs (Universités de Virginie et d'État du Colorado et d'Oregon, USA) abordent les problèmes d'échelle dans les attributs de la dynamique des populations des oiseaux au niveau de l'écologie des paysages (comm. 16). L'impact des invasions d'espèces exotiques et des changements globaux sur la biodiversité et la gestion des zones protégées est l'objet de la communication (17) du Dr. MACDONALD de la Fondation pour la Conservation de la Nature de l'Afrique du Sud. La perspective évolutive des aspects humains de la biodiversité (comm. 18) est développée par le Professeur COLWELL (Université du Connecticut, USA), qui met en relief, entre autres, la perte des ressources génétiques, la prospection de produits biochimiques et les rapports avec la biotechnologie.

Un des objectifs de la republication de ce livre a été de servir d'ouvrage de référence pour les études universitaires en diversité biologique et la formation des personnes intéressées par cette question. En raison, de la variété des sujets abordés, bien que de façon parfois assez succincte, nous pensons que l'objectif non seulement a été atteint au moment de la publication de l'ouvrage mais est aussi atteint actuellement comme un bon outil d'initiation aux problèmes posés.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

François BLASCO.– Tendances nouvelles en modélisation pour l'environnement. Journées du Programme Environnement, Vie et Sociétés du CNRS, Elsevier, 1997.

L'ouvrage contient des textes sélectionnés après leur présentation lors des journées du PIREVS (*Programme Interdisciplinaire de Recherche Environnement, Vie et Sociétés du CNRS*) qui se sont déroulées en janvier 1996. Leur nombre est important, en faire une analyse exhaustive serait une gageure. Nous ne pouvons, dans cette courte critique, que tenter de montrer leur richesse et leur variété.

Pour décrire l'environnement, il faut s'appuyer sur la modélisation de "*systèmes complexes*". Il est important que ce type de modélisation soit présenté à l'ensemble de la communauté scientifique et tout particulièrement à ceux qui, ne la connaissant pas, manifestent encore quelques hésitations pour la découvrir. Elles sont principalement dues à ce que nombreux sont ceux qui ne savent pas très bien par oˇ commencer ; ils se heurtent sŏuvent à un langage nouveau qui leur apparaît donc obscur. On est très loin de la méthode expérimentale classique oˇ le triplet ´ objectif-données-analyse ª constitue la base de la réflexion d'une unique personne. Dans la majorité des cas ces textes sont le fruit d'un travail oˇ sont regroupés des biologistes bien s°r, mais aussi des mathématiciens, des informaticiens et des physiciens : le progrès dans ce domaine ne paraît pouvoir se développer qu'au prix de la réunion de compétences polyvalentes et d'approches pluridisciplinaires.

Bien qu'il subsiste encore quelques irréductibles allergiques à ce type d'approche, il semble inutile de convaincre la majorité des chercheurs de la communauté scientifique de la nécessité de la *modélisation*, encore qu'il faille souvent préciser avec chacun ce que ce terme signifie et ce qu'il recouvre ! En revanche, il est sans nul doute utile de maîtriser l'engouement actuel, car si la demande est forte les compétences demeurent, bien souvent, très limitées.

Pour la clarté de l'exposé l'ouvrage a été scindé en six parties que nous allons rapidement parcourir.

1) Conférences invitées (9 exposés) : les exposés sont présentés par des maîtres de l'art dans leur domaine respectif. Les domaines vont de la prise en compte de l'espace en dynamique des populations aux approches économiques du développement durable. Ils passent par la modélisation globale du climat, les échanges de CO_2 de l'écosystème à la biosphère, la modélisation des derniers et prochain cycles glaciaire-interglaciaire, la représentation des paysages, la modélisation et la simulation de la croissance d'une architecture végétale. Deux exposés plus méthodologiques présentent la modélisation mathématique en environnement et la modélisation multi-agent. Ces exposés sont de nature très variés et constituent un choix non exhaustif des tendances actuelles ; certains sont de lecture aisée, pour le spécialiste biologiste, d'autres impliquent une bonne maîtrise de la lecture d'un texte mathématique ou pour le moins formalisé.

2. Action sur les modèles, contrôlabilité, coordination, adaptation (5 exposés) : à côté d'exposés fondés sur des expériences de terrain (gestion et viabilité de périmètres irrigués, composantes culturelles de l'interaction économie-environnement, usage des ressources renouvelables et modélisation des représentations par les systèmes multi-agent) se trouvent des textes plus méthodologiques (hydrosystèmes souterrains identification des paramètres par approche inverse, modèle logique pour l'agrégation spatiale).

Source : MNHN

3) Structure, espace-temps, hétérogénéité, changements d'échelle (9 exposés) : ici encore sont associés des expériences de terrain et des réflexions de nature générale dans lesquelles l'espace et le temps, ainsi que le passage d'une échelle à une autre sont des éléments fondamentaux. On trouve pour les premières des références aux systèmes agroforestiers, à l'organisation spatiale des poissons marins, à la dynamique des populations de mammifères, à une lande étudiée par une classe de simulateurs à contrainte spatiale. Quant aux secondes elles se réfèrent à l'intégration de modèles d'origine variée (climatiques, biophysiques et économiques), aux écoulements souterrains complexes, aux interactions entre des acteurs hétérogènes de l'infiltration et du ruissellement d'eau sur une surface de sol, au changement global et au développement viable, aux critères logiques pour construire des modèles.

4) Comportement stabilité, viabilité, résilience, etc. (9 exposés) : toujours cette dichotomie entre des réflexions sur la modélisation issues de domaines biologiques et des approches plus nettement méthodologiques ou épistémologiques. Pour les premiers, les exposés abordent l'épidémiologie en environnement marin, les considérations statistiques sur les systèmes d'exploitation en pêche artisanale, la croissance de peuplements forestiers hétérogènes, la réponse de brousses tigrées à différents modes de gestion. Pour les seconds les exposés portent sur l'application du modèle darwinien, sur les décisions individuelles et la dynamique des systèmes proies-prédateurs, sur la modélisation du recrutement, sur la modélisation de l'interface économie-environnement, sur le calcul du noyau de viabilité.

5) Confrontation avec les données : assimilation de données, validation, calibration, cohérence (5 exposés) : dans cette partie où l'observation est ´ réhabilitée ª les auteurs s'attachent surtout à montrer la difficulté qu'il y a, dans les situations qui sont les leurs, à utiliser de manière simultanée un corpus de données et les résultats d'une modélisation. Il s'agit davantage de rencontres partielles que ce soit les données qui cherchent des modèles (comme l'étude du Causse Méjean) ou des modèles qui s'appuient sur une partie des données disponibles (incendies de forêts, dynamique forestière), sauf sans doute dans une étude sur la recherche de configurations spatiales de la dynamique forestière d'une forêt de l'Inde o˘ l'on sent que l'on est assez près d'une situation expérimentale classique dans laquelle modèle et données sont fortement associés. Des idées originales ressortent de deux exposés : l'un sur l'assimilation des données o˘ l'on voit une réflexion nouvelle dans la relation modèle-données dans les situations complexes des problèmes environnementaux ; l'autre sur la validation des modèles dans les sciences de l'environnement.

6) Nouvelles approches-difficultés méthodologiques (7 exposés) : cette dernière partie aborde les difficultés inhérentes à la gestion de l'environnement, à la relation entre hydrobiologistes et historiens, à la question "peut-on légiférer l'incertain ?", à la description d'une métapopulation. Des réflexions plus épistémologiques concernent les difficultés d'une définition du champ de recherche de l'environnement, sur l'expérimentation sur mondes artificiels et sur la modélisation de systèmes en expansion spatiale.

S'il y a des recoupements entre les diverses parties, c'est que bien évidemment le domaine de la modélisation des sciences de l'environnement n'est pas encore arrivé à un "état stationnaire". La profusion des idées contenues dans cet ouvrage, où chacun pourra trouver des pistes à suivre et, peut-être, à adapter dans sa propre recherche, constitue à la fois sa richesse et son écueil. L'ouvrage est destiné à ceux qui ont déjà réfléchi au-delà de leur propre technique ; ceux qui restent cantonnés dans leur domaine risquent de se sentir perdus, s'ils n'entament pas une réflexion approfondie sur l'apport de la *méthode des modèles*.

À la lecture de cet ouvrage, le chercheur est saisi d'une sorte de vertige intellectuel : la masse et l'importance des problèmes associées à la diversité des méthodes et des techniques possibles rend une vue globale impossible ou, pour le moins, difficile. Quelle personne, si ouverte et cultivée soit elle, peut arriver à dominer l'ensemble de ce qui est présenté ? Il faut donc une grande humilité (les chercheurs en sont-ils capables ?) pour admettre le bien fondé de l'ensemble des approches en étant conscient de sa propre incapacité à les dominer toutes.

Sans aller jusqu'à une maîtrise totale, il est clair que la simple compréhension et l'assimilation minimale de tous les concepts, de toutes les réflexions qui sont développés ici demandent une maturité certaine de la part du lecteur biologiste. Celui-ci doit être capable de voir au-delà de son horizon personnel. C'est dire qu'il faut accompagner cette lecture par un développement de l'*apprentissage de la modélisation* ; on rejoint tout naturellement un problème de formation qui n'est que très partiellement rempli à l'heure actuelle dans le milieu universitaire. Le fossé qui sépare la majorité de ceux qui emploient le mot modélisation dans leur travail et la modélisation telle qu'elle est présentée dans la majorité des exposés est immense. Le combler est sans doute un des défis auquel les futures générations de biologistes-modélisateurs vont être confrontées. Il leur faudra naturellement maîtriser les techniques mais aussi, et surtout, en connaître les limites, savoir mélanger dans leur problématique le qualitatif et le quantitatif, aller au-delà de la formalisation pour l'adapter aux objets qu'ils étudient.

En conclusion, nous devons rendre hommage au comité scientifique "*Méthodes, Modèles et Théorie*" présidé par François BLASCO qui est à l'origine de ce premier bilan. Sans méconnaître les dangers d'une modélisation sans un recul critique, il a su faire avancer des recherches, certes en finançant les équipes, mais aussi et surtout en incitant les chercheurs à se regrouper et à faire féconder leurs connaissances diverses et complémentaires. C'était une des raisons pour laquelle le CNRS avait identifié le domaine de la modélisation comme une des priorités de son dernier schéma directeur. Cet ouvrage permet, pour la première fois, de confronter différents types de modélisation et de tenter d'illustrer leur utilisation dans le domaine des sciences de l'environnement. Une lecture sereine et approfondie s'impose à tous ceux qui veulent nourrir leur étude personnelle de l'apport des méthodes les plus récentes.

Richard TOMASSONE

Source : MNHN

M.L. REAKA-KUDLA, D.E. WILSON & E.O. WILSON, editors.– Biodiversity II : *Understanding and Protecting Our Biological Resources*. Joseph Henry Press/National Academy Press, Washington, D.C., 1997. VII +551 pages. ISBN 0 309 05227 0 (relié), prix : £28.95.

Environ dix années après la publication, sous la direction du Professeur E.O. WILSON, du volume BIODIVERSITY, la National Academy Press publie BIODIVERSITY II, qui rapporte l'état actuelle des connaissances sur le sujet et met en relief les questions techniques et de formation. Ceci est le parcours de dix ans de recherches depuis le Colloque sur la biodiversité (National Forum on Biodiversity) tenu en 1986 à Washington, D.C., sous les auspices de la U.S. National Academy of Sciences et de la Smithsonian Institution. Le présent volume est le résultat d'un Consortium pour la Systématique et la Biodiversité entre la Smithsonian Institution, l'Université du Maryland (à College Park et Institut de Biotechnologie), l'U.S. Department of Agriculture (Laboratoires de Systématique) et l'American Type Culture Collection, consortium qui a pour objectif la mise en valeur du concept et de la documentation sur la biodiversité des organismes vivants et conservés dans les collections des musées, ce qui représente un type de coopération nécessaire à la connaissance et à la protection de nos ressources naturelles (E.O. WILSON, Introduction).

L'ouvrage est divisé en sept parties, le nombre de chapitres par partie étant variable. La première partie aborde l'éternelle question de la signification et de la valeur de la biodiversité, dans ses divers aspects (LOVEJOY), ainsi que son importance comme fond de ressources naturelles et comme composant indispensable au maintient équilibré des écosystèmes (RUTH Patrick).

La deuxième partie pose la question de l'étendu et de l'évaluation de la biodiversité dans la biosphère, à partir de divers exemples, dont l'importance des problèmes d'échantillonnage (ERWIN) ; la connaissance et la mesure de la biodiversité globale et de son extinction (STROCK) ; l'importance de connaître l'étendu de la distribution des espèces ainsi que leur spécificité environnementale (ROBBINS & OPLER), comme celles des récifs de corail et des forêts tropicales humides, les écosystèmes les plus exposés aux dégradations/exploitations dues à l'action de l'homme (Marjorie REAKA-KUDLA). L'étude de la diversité au niveau génétique, par des techniques de la phylogénie moléculaire, est d'une grande importance, principalement en ce qui concerne les microorganismes (SOGIN & HINKLE).

Les menaces contre la biodiversité, ce que l'ont a perdu et ce que l'ont peu perdre, est le thème de la troisième partie. La plupart de la biodiversité étant localisée dans des aires relativement restreintes de la planète, principalement dans les climats tropicales et les zones humides, il est important de veiller à sa conservation (Myers), comme celle des oiseaux des régions tropicales, groupe très sensible à l'action de l'homme ; une des causes de leur extinction étant la déforestation (STEADMAN). L'influence prévue de l'effet de serre sur le réchauffement de la planète et par conséquence sur les systèmes biologiques est une des grandes préoccupations actuelles de l'humanité. Toutefois, on peut se rendre compte de ces conséquences à partir des données géologiques et paléontologiques, par exemple de celles de la transition Paléocène-Éocène (WING). En rapport avec l'effet de serre, il est aussi important d'étudier la réponse des plantes aux multiples agressions environnementales (FORSETH).

Compréhension et utilisation de la biodiversité est le thème développé dans la quatrième partie. Les noms scientifiques sont la base même de la communication en biodiversité (THOMPSON). L'identification des spécimens "êtres vivants" et leur classification sont les objectifs de la Systématique (RUTH Patrick), qui appliquée à l'agriculture joue un rôle important, si on tient compte des questions d'agriculture durable et de biotechnologique (MILLER & ROSSMAN). La systématique est aussi le point principal des projets d'étude et inventaire de la biodiversité taxonomique, dont un des objectifs est la formation de taxonomistes et le développement des aspects éducatifs sur le sujet (SOLIS). Les systèmes "parasites-hôtes" sont des bons indicateurs de l'histoire des associations écologiques et de leur distribution géographique, donc des bons indicateurs de la biodiversité (Hoberg). Les changements dans l'environnement dûs aux activités humaines sont cause d'une perte de biodiversité qui peut être réduite par la conservation des habitats et une meilleur connaissance de l'origine et du maintien de cette biodiversité (BORGIA).

La cinquième partie traite des nouvelles directions et applications à prendre vers la solution d'une diminution de la biodiversité. Biodiversité et biotechnologie sont intimement relationnées et interdépendentes. La biodiversité microbienne est ainsi un facteur clé pour le développement et l'application de la biotechnologie aux besoins de l'homme (Rita COLWELL). Les aires pertinentes pour l'appréciation de la biodiversité sont le développement de marqueurs multi-moléculaires ; le développement de nouveaux algorithmes ; et le développement de bases de données (Carol BULT *et al.*). Ainsi, l'étude des séquences de gènes nucléaires chez les animaux permet une estimation de la pertinence de chaque groupe de caractères à donner une information maximale (FRIEDLANDER, REGIER & MITTER). La télédétection et le système d'information géographique peuvent être efficacement utilisées dans l'inventaire et la maintenance de la biodiversité (SCOTT & CSUTI), dont celle des primates néotropicaux (DIETZ). Contrairement à ce que l'on aurait pu penser, la biodiversité des recifs coralliens est relativement peu connue (THOMAS). Un des points importants dans la conservation de la biodiversité est celui de la restauration des systèmes écologiques perturbés ou endommagés par l'action de l'homme (JORDAN, III). Le développement durable est un des grands espoirs pour la conservation de la biodiversité, en particulier au niveau tropical (KANGAS). La gestion de leur biodiversité est donc importante du point de vue de la conservation durable des systèmes écologiques (JANZEN).

Les infrastructures humaines, institutionnelles et informationnelles font l'objet de la sixième partie : la préparation taxonomique et le développement de la (et formation en) systématique (WHEELER & CRACRAFT), ainsi que l'établissement et la protection des collections de recherche et de celles des musées d'histoire

Source : MNHN

naturelle (Mehrhoff) ; l'établissement et la protection des collections d'organismes vivants (e.g. microrganismes) et l'estimation de la diversité microbienne (ROBLIN) ; la compilation de l'information systématique et biologique, et l'établissement des bases de données correspondants (Farrar et Rossman). Ayant pour objectif la gestion de l'information en biodiversité, les Etats-Unis propose la création de l'U.S. National Biodiversity Information Center (UMMINGER & YOUNG).

En conclusion (VII), Marjorie REAKA-KUDLA, D.E. WILSON & E.O. WILSON soulignent l'objectif de cet ouvrage avec un résumé des développements importants, aussi bien conceptuels que technologiques, qui ont eu lieu ces dernières dix années, et passant en revue, de façon succinte, toutes les contributions de ce volume BIODIVERSITY II.

Un ouvrage dont l'importance ne doit pas échaper, non seulement aux scientifiques, mais principalement aux décideurs et au public.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

Christian LÉVÊQUE.– *La Biodiversité*. Que sais-je ? n° 3166. Presses Universitaires de France, Paris, 1997. ISBN 2 13 048325 9. 128 pages, 8 photos couleur.

Biodiversité est synonyme de diversité biologique, le terme résultant de la contraction de ces deux mots. Il a été introduit dans les années 1980. La biodiversité est une caractéristique des systèmes vivants qui s'amenuise sous l'action de l'homme qui transforme et les habitats et les paysages, c'est-à-dire qui interfère avec la conservation et la dynamique des systèmes écologiques, dont les écosystèmes. Cette perte de la biodiversité à amené la communauté international à développer des programmes comme le Programme Diversitas de l'IUBS-SCOPE-UNESCO et est à l'origine de la Convention sur la diversité biologique de la Conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement qui s'est tenue en juin 1992 à Rio de Janeiro. Ch. Lévêque dans ce petit livre donne un aperçu général, assez diversifié et complet de la problématique de la biodiversité, aperçu important pour tous ceux qui veulent s'informer sur ce grave problème de la fin du XX^{e} siècle.

Dans le premier chapitre, outre la définition de la biodiversité et des niveaux la concernant (spécifique, génétique et écologique), sont exposés les motifs qui mènent la communauté internationale à s'y intéresser. Le deuxième chapitre introduit le lecteur dans l'histoire évolutif de la biodiversité, et dans les questions concernant son inventaire et sa distribution géographique. Le rôle écologique de la diversité biologique dans le fonctionnement, la stabilité, la productivité et la régulation des écosystèmes sont analysés dans le chapitre trois. Par ailleurs, la diversité biologique est source de la variété des ressources naturelles, utilisées comme ressources alimentaires mais aussi comme matières premières industrielles et pharmaceutiques, en directe liaison avec des biotechnologies à caractère génétique ou agricole (chapitre quatre). Les enjeux économiques de la biodiversité font l'objet du cinquième chapitre, en particulier les valeurs de marché et écologique et le coût social, ainsi que le problème de monnayer l'accès aux ressources génétiques et la question des droits de propriété intellectuelle. Les deux chapitres suivants concernent l'action des activités humaines sur l'appauvrissement de la biodiversité (chapitre six) et les aspects ayant lieu à la conservation de celle-ci (chapitre sept). La conservation de la biodiversité est devenue un des points capitaux des projets de "développement durable", c'est-à-dire "le nécessaire développement économique des pays avec la protection à long terme de l'environnement et des ressources" (chapitre huit). L'ouvrage se termine (chapitre neuf) par l'énumération analytique des diverses conventions internationales et des mesures nationales en faveur de la conservation de la biodiversité.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

William J. SUTHERLAND, Editor. - Ecological Census Techniques. A Handbook. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1996. xv +336 pages. ISBN 0 521 47244 X (relié), prix : £50.00. ISBN 0 521 47815 4 (broché), prix : £17.95.

Cet ouvrage collectif constitue une mise au point des techniques plus usuellement utilisées dans la collecte de données en écologie (de terrain) des populations. Les différents auteurs traitent des populations animales et végétales, et séparément chaque groupe taxonomique, en présentant dans chaque cas des exemples concrets. Ils décrivent les méthodes de façon succincte en signalant leurs avantages et inconvénients, et les biais correspondants Le premier chapitre définit ce que l'on entend par, et le pourquoi du recensement en écologie des populations (SUTHERLAND). Les principales techniques, comme les méthodes de capture-recapture, d'échantillonnage, etc., sont analysées dans le deuxième chapitre (GREENWOOD). Les chapitres taxonomiques suivent : plantes (BULLOCK), invertébrés (Ausden), poissons (Perrow, Côté et Evans), amphibiens (HALLIDAY), reptiles (BLOMBERG & SHINE), oiseaux (GIBBONS, HILL ET SUTHERLAND), et mammifères (Sutherland). L'avant dernier chapitre traite du recensement des variables environnementales (JONES & REYNOLDS). L'ouvrage se termine par un chapitre où sont consignées les vingt fautes plus communément commises dans les processus de recensement (SUTHERLAND), comme par exemple le non-échantillonnage au hasard.

Ce livre est un ouvrage facile à consulter et très utile à tous les écologues de terrain, principalement à tous ceux qui commencent leurs activités, soit professionnelles, soit d'amateurs.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

Source : MNHN

Fred B. SAMSON and Fritz L. KNOPF, Editors.– *Ecosystem Management. Selected Readings*. Springer-Verlag, New York, 1996. xv +462 pages. ISBN 0-387-94667-5 (broché), prix : FF 181 ; DM 48 ; £ 21 ; US$29.95.

Dans leur Préface, SAMSON & KNOPF, indiquent l'objectif de la publication de cet ensemble d'articles (33) parus dans différentes revues : "la diffusion d'une importante bibliographie qui peut contribuer à une meilleure information des scientifiques et des étudiants, ainsi que d'autres professionnels de l'environnement, sur les problèmes fondamentaux auxquels le développement de la gestion des écosystèmes est confronté". Pour cela, ils ont groupé cette série d'articles selon quatre critères importants du point de vue de la théorie et de la pratique de la gestion des écosystèmes. L'ouvrage est ainsi divisé en quatre parties : 1 : Comprendre la diversité (8 articles) ; 2 : Restaurer les processus écologiques (8 articles) ; 3 : Accentuer l'intégrité biotique (8 articles) ; et 4 : Promouvoir la durabilité écologique (9 articles). Le premier article de chaque partie donne un aperçu général du thème traité ; il est suivi d'articles sur des cas concrets ; le dernier article étant à la fois un commentaire sur les difficultés du problème et une évaluation de son futur développement.

Ainsi, dans la première partie (Comprendre la diversité), les différents auteurs abordent la défense de la biodiversité, élément essentiel au maintien de la stabilité de l'écosystème (TILMAN & DOWNING), et facteur important dans l'établissement des stratégies de conservation au niveau de l'écosystème (PIMM & GITTLEMAN). Ceci est démontré par l'étude de cas par Mares (Amérique du Sud), SHELDON, et KNOPF & SAMSON (Amérique du Nord) et DINERSTEIN & WIKRAMANAYAKE (pays de l'Indo-Pacifique), dont les difficultés sont mises en évidence par BÖHNING-GAESE et collaborateurs. SISK *et al.*, terminent cette partie en développant une méthodologie qui permet l'identification des menaces d'extinction par l'analyse mondiale de la distribution de la biodiversité et l'expansion des entreprises humaines.

En ce qui concerne la restauration des processus écologiques (deuxième partie), outre la conservation des espèces, il est important d'étudier simultanément les mécanismes écologiques et évolutifs à l'origine des structures de diversité spécifique et les mécanismes d'isolement nécessaires à la spéciation (Smith et al.), ainsi que développer des modèles prédisant la distribution et l'abondance des espèces en réponse aux perturbations (CLARK ; COLLINS). Dans ce cadre, il faut considérer le rôle des processus écologiques non seulement au niveau des communautés et des écosystèmes (GIBSON *et al.* et MOTZKIN *et al.*) mais aussi des espèces (JONES *et al.*). Un point à soulever dans la gestion des écosystèmes est la liaison entre les systèmes écologiques et les systèmes économiques (COSTANZA *et al.*). Pour terminer, il faut tenir compte de l'effet des perturbations naturelles sur la colonisation et la survie des espèces immigrantes (HOBBS & HUENNEKE).

Afin de garantir l'intégrité des écosystèmes (troisième partie), il est important de récolter plus de documentation sur le "comment" des invasions biologiques altèrent les propriétés de l'écosystème (VITOUSEK). Dans ce contexte, JANZEN fait la remarque que les parques ne sont pas des îles, et FLECKER & TOWNSEND, LEBERG & VRIJENHOEK, SHORT & TURNER, et PYSEK & PRACH relèvent le problème des effets de l'introduction d'espèces, de maladies, et de prédateurs, dont de plantes, dans la dynamique des écosystèmes. La question de l'influence d'un barrage dans l'abondance et richesse spécifiques de poissons en aval est abordée par KINGSOLVING & BAIN. Dans l'article terminal, ANGERMEIER et KARR affirment que l'intégrité biotique est un objectif plus effectif et significatif que la biodiversité dans une politique de gestion des ressources.

Selon ODUM, afin de promouvoir la durabilité écologique (quatrième partie), on doit se focaliser, de plus en plus, sur la gestion et la planification des grands systèmes écologiques ; il propose 20 concepts en écologie pour les années 1990. Quatre études de cas, illustrant la potentialité de l'usage durable des forêts humides du point de vue écologico-économique, sont présentées par Salafsky *et al.* (Guatemala et Indonésie), ANDRADE & RUBIO-TORGLER (Amazonie colombienne), ROTH *et al.* (Costa Rica) et HANSEN *et al.* (Nord-Ouest des États-Unis). Les questions se reportant à la modélisation sur ce sujet sont traitées par HOLLING, et NORTON & ULANOWICZ. DAILY & EHRLICH termine cette partie en présentant, pour l'évaluation des dimensions et des caractéristiques des populations, un cadre qui peut être suivi sans endommager les futures générations.

L'article de RISSER est surtout l'article "Conclusion" de l'ouvrage. Il propose que la meilleure stratégie pour étudier les relations entre la biodiversité et les fonctions de l'écosystème est de se focaliser d'abord sur l'identification des processus écologiques dominants qui structurent l'écosystème et ensuite chercher à comprendre les relations entre la biodiversité et ces processus.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

N.J. COTELLI & G.R. GRAVES.– Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., and London UK, 1996. xvi +368 pages. ISBN 1-56098-657-3 (relié), prix : US$65.00. ISBN 1-56098-645-X, prix : US$30.00.

Cet ouvrage passe en revue différents modèles neutres ("nuls", modèles correspondant à des hypothèses nulles) applicabes en écologie. Selon STRONG (1980. Synthese, 43 : 271-285), "N*ull hypotheses entretain the possibility that nothing has happened, that a process has not occurred, or that change has not been produced by a cause of interest. Null hypotheses are reference points against which alternatives should be contrasted*". Cependant, les auteurs proposent ici une définition opérationnelle plus détaillée de modèle neutre écologique : "*A null model is a pattern-generating model that is based on randomization of ecological data or random sampling from a known or imagined distribution. The null model is designed with respect to some ecological or evolutionary process of interest. Certain elements of the data are held constant, and others are allowed to vary stochastically to create new assemblage patterns. The*

Source : MNHN

randomization is designed to produce a pattern that would be expected in the absence of a particular ecological mechanism".

Les auteurs ne présentent pas tous les modèles neutres utilisés en écologie. Ils ont restreint leur discussion seulement aux modèles neutres appliqués aux processus écologiques en relation avec les communautés biologiques. Dans leur Preface ils indiquent les thèmes traités et en résumé le contenu des différents chapitres. Les six thèmes retenus apparaissent de façon redondante, çà et là, dans tous les chapitres :

1) Quelle est la distinction entre les dispositions ("patterns") ne pas prises au hasard et les mécanismes qui les produisent ?

2) Quelles sont les valeurs relatives des tests statistiques conventionnels *versus* les simulations Monte Carlo ?

3) Comment les problèmes de redondance et d'indépendance statistique peuvent être résolus ?

4) Combien de données biologiques doivent être incluses dans un modèle neutre ?

5) Quel est l'importance relative des erreurs du type I et du type II dans les tests du modèle neutre ?

6) Comment doivent être formées les sources pools associées ?

Le premier Chapitre développe l'histoire et la philosophie de la construction des modèles neutres, avec la définition de ceux-ci, leurs caractéristiques et leurs avantages, ainsi que les controverses et les critiques qu'ils suscitent. Quelques modèles historiques sont aussi indiqués. Dans le Chapitre II les problèmes concernant les indices de diversité et la richesse spécifiques sont analysés, avec une discussion bien étayée de la méthode de raréfaction. Intimement liées aux questions de diversité spécifique sont celles du spectre des abondances relatives des espèces. Ceci est le sujet du troisième Chapitre. Sont passés en revue les modèles de distribution d'abondances et évoqués en particulier les modèles neutres de CASWELL (1976. Ecological Monographs, 46 : 327-354), et du 'bâton brisé'de MACARTHUR (1957. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 43 : 293-295). Les Chapitres IV et V traitent des niches écologiques et particulièrement des modèles de leurs chevauchements. Dans le Chapitre IV sont décrits de modèles neutres simples de chevauchement des niches (aliments et habitats), basés sur des procédés au hasard ("randomization"), remplaçant des modèles mathématiques complexes. Le Chapitre V analyse l'aspect temporel du chevauchement des niches dans les communautés animales et surtout végétales. Les modèles neutres du rapport des tailles des organismes ("size ratio") sont l'objet du Chapitre VI, dont le "rapport 1.3 de HUTCHINSON", le déplement des caractères et la convergence et divergence en écomorphologie. La co-occurrence spécifique est développés dans le Chapitre VII, avec les questions de présence-absence, de similitude, de colonisation, de la structure des guildes, des rapports trephiques et des groupes fonctionnels, focalisant plus particulièrement le cas des îles. Des aspects similaires, mais au niveau biogéographique sont analysés dans le Chapitre IX. Les questions des relations espèces-aire et de la théorie de l'équilibre en biogéographie insulaire de MACARTHUR et WILSON (1963. Evolution, 17 : 373-387) sont traitées dans le Chapitre VIII. Finalement, le Chapitre X concerne les problèmes des réseaux trophiques. Un Épilogue termine l'ouvrage où les auteurs soulignent les problèmes de la source et de la qualité des données ainsi que des perspectives de l'utilisation des modèles neutres.

Ce livre est très intéressant, puisqu'il approche le thème des modèles neutres, plus par comparaison avec les autres modèles mathématiques normalement utilisés que par leur formalisation.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

Marcel.B. BOUCHÉ.– ***Intégrologie. L'adressage des connaissances ou le doigt sur la plaie*****. Édition de l'Auteur, Montpellier, 1996. 207 pages, format A5, 20 figures. Prix : 200 FF.**

Dans un Préambule, assez développé, l'auteur expose la genèse de cet ouvrage : son engagement dans l'étude des écosystèmes terrestres, sous l'angle de la bio-écologie des vers de terre, et ses déceptions une fois confronté aux multiples programmes pluridisciplinaires, voire transdisciplinaires, et à l'incertitude du sens des mots et des concepts, dont ceux d'écologie et d'écosystème. Ainsi, la science dite - Écologie - est dans la pratique plus un assemblage d'éléments puisés dans différentes disciplines (botanique, zoologie, microbiologie, biophysique, biochimie, biomathématique, entre autres) qu'une vision intégrée des mêmes, dans le but d'une explication globale des relations des organismes vivants avec leur milieu environnant (abiotique et biotique).

Donc, selon l'auteur (p. 12) "L'**intégrologie** est la science de l'**intégration globale** des connaissances produites par les diverses disciplines étudiant le **réel**. Son objet est la gestion de la Connaissance Exhaustive, Pertinente et Explicite, ou CEPE. Elle respecte le principe de soumission aux faits permettant l'organisation des **relations** entre les éléments de connaissances décrivant le **réel**, les diverses modalités d'interprétations des disciplines et les multiples demandes de connaissance issues de la société et relatives à ce **réel**. En addition aux apports des disciplines spécialisées, elle élabore les concepts et teste les moyens permettant l'échange trnsdisciplinaire des connaissances reliant l'homme et ses **postulats** à son **milieu** biophysicochimique. L'**intégrologie** rend donc accessible la connaissance humaine relative à tout ou partie de l'**écosphère** : elle ne se substitue pas aux autres disciplines mais assure la synergie de celles-ci pour notre représentation du **réel** où nous vivons et agissons."

L'ouvrage est divisé en sept chapitres : I. Problématique générale ; II. Systémique : III. Caractérisation du réel ; IV. Cognition : demande, interprétation et synthèse ; V. Utilisation de la connaissance ; VI. L'évaluation ; et, VII. Bilan.

Dans le premier chapitre (pp. 11-48), l'auteur introduit le concept et la définition d'intégrologie citée ci-avant, ainsi que "quelques règles et mots-concepts nécessaires pour rendre possible l'échange optimal des connaissances avec les moyens infor-

Source : MNHN

matiques modernes." L'informatique pèse énormément dans la démarche scientifique de l'auteur. C'est une des raisons qui le mène à vouloir des définitions précises de mots-concepts, parfois de vrais néologismes. Parmi ces mots-concepts, les Données Initiales Contrôlées ou DICs (p. 15), la Connaissance Exhaustive, Pertinente et Explicite ou CEPE (pp. 13 & 33), les Processus Répétitifs d'Accroissement des Connaissances ou PRACs (p. 30), les Eusystèmes ou systèmes vrais (p. 17), ainsi que l'Environique ou "ensemble des approches techniques qui gère la connaissance biophysicochimique permettant l'évaluation environnementale des objets d'étude biophysicochimiques, y compris nos actes" (p. 16). Il revient aussi sur la définition d'Écologie selon HAECKELL (1866), qu'il redéfinit sous forme condensée comme "la science globale des relations des organismes avec leur milieu, lato sensu" ou de façon plus précise comme "la science des eusystèmes biophysicochimiques spontanés" (p. 21). Écologie et Environique ont donc à peu près les mêmes objectifs, mais tandis que l'Écologie est une science exacte contrairement à ce qu'il nomme la Proto-Ecologie, la science molle que l'on a développé jusqu'à présent, l'Environique est une technique anthropocentrique (p. 25). À mon avis, la différence entre Écologie et Environique est superflue si on tient compte que l'homme n'est rien d'autre qu'un animal qui a la faculté de penser, mais qui comme n'importe quel autre animal, naît, se reproduit, se nourrit, fait tout pour survivre, et meurt. Son environnement est aussi abiotique et biotique. Toutefois, le biotique est plus étendu dans le sens qu'il est plus anthropomorphique, c'est-à-dire culturel et socio-économique auquel on mélange de façon indiscriminée l'abiotique. L'Environique n'est ainsi rien d'autre que l'Écologie Humaine Appliquée, où les décideurs pensent être hors-nature. Néanmoins, l'homme regarde son environnement en se plaçant hors-environnement avec et par ses activités (culturelles et professionnelles), perdant de ce fait toute la perception objective des phénomènes qui l'entourent.

L'intégration des éléments de connaissances acquis doit se faire à travers les processus de la Systémique, objet du deuxième chapitre (pp. 49-74). Dans ce but l'auteur utilise le mot eusystème "pour désigner les composants bio/physico/chimiques connectés entre eux en systèmes coordonnés". Selon lui, les eusystèmes "sont des systèmes constitués de parties, dénommées composants, identifiables, c'est-à-dire descriptibles en termes bio/physico/chimiques coordonnant en un tout fonctionnel des compartiments par des connexions assurées par des cinèses portant sur des échanges (transferts) d'éléments/énergie/information". Leur étude est ainsi l'objet de l'eusystématique, ou en accord avec la nomenclature mathématique classique, de la théorie générale des systèmes. Selon cette théorie, deux systèmes avec les mêmes composants mais connectés différemment, ne fonctionnent pas de la même façon. Les composants et leurs connexions sont dans les systèmes naturels non seulement en nombre assez élevé mais aussi très souvent pas faciles à identifier. Par rapport au système réel que l'on veut étudier, on a recourt donc à un système hypothétique ou modèle à partir des informations récoltées, ce que l'auteur appelle infosystème (p. 50).

Dans ce chapitre, l'auteur développe aussi sa conception de la hiérarchie des systèmes écologiques, avec deux grandes divisions : écosystème ("la totalité des organismes d'un lieu" et leur environnement physicochimique) et subécosystème (seulement une partie d'un écosystème), et un certain nombre d'autres subdivisions, telles l'écome et le syntégron (fig. 9, p. 65). Un grand nombre d'autres concepts sont ici définis par la première fois concernant la composition et les relations dans les eusystèmes spontanés (écosystèmes) et les eusystèmes artificiels (unités de production...). C'est un chapitre intéressant, mais très difficile à analyser en détail. Trop riche en idées.

Le troisième chapitre concerne la Caractérisation du Réel (pp. 75-90). L'auteur traite dans ce chapitre "notre relation au réel sans interprétation de celui-ci" et expose "les modalités d'acquisition et de description de cette connaissance non interprétée, constituée de DICs et de leurs relations. Chaque donnée initiale issue du réel (ou DICs) est reliée à son origine (ou prélevat) relié lui-même à de nombreuses DICs". "Le prélevat est l'élément concret à partir duquel une DIC, traduisant une valeur d'une caractéristique, est collectée" (p. 76). À travers l'emploi de la technologie informatique, les DICs et leurs relations sont ordonnées selon cinq référendaires (la composition, le temps, l'espace, le protocole et l'obtenteur) (p. 80) sont enregistrés dans des Bases de Données Relationnelles ou BDR, ce qui permet leur accessibilité ultérieure.

L'interprétation du réel fait l'objet du quatrième chapitre, la Cognition (pp. 91-116), c'est-à-dire le "processus d'élaboration de la connaissance de la partie perçue du réel par nos choix d'études et d'interprétations", dont les concepts et les méthodes sont ici développés. L'interprétation aboutit donc à des résultats "qui sont présentés aux utilisateurs sous forme d'estimations".

La présentation des résultats pour l'utilisation fait partie du cinquième chapitre, Utilisation de la Connaissance (pp. 117-148). L'auteur donne de ce chapitre l'aperçu suivant : "La Connaissance du réel est atomisée en DICs et interprétations sectorielles hypothétiques alors que l'utilisateur a besoin d'accéder à la seule partie de la Connaissance qui lui soit utile et selon une forme compréhensible : il lui faut un accès Exhaustif à la seule Connaissance Pertinente et Explicite qui le concerne. L'acquisition de la Connaissance concrète (DICs et relations au réel) et des interprétations (énonçats) ne suffisent donc pas. Il faut que les utilisateurs accèdent à la Connaissance Exhaustive, sur la seule partie Pertinente à leur préoccupation et cela de façon Explicite (= la CEPE). Il faut adresser les éléments de connaissance, c'est-à-dire les incorporer à un outil permettant leur accès direct. (...) Ceci est rendu possible par l'intégrologie et les moyens informatiques modernes", dont le Système d'Information Trandisciplinaire ECORDRE et leurs Distributeurs de Connaissances Explicitées ou DCEs. Ces DCEs sont des systèmes informatiques qui suivent principalement la logique des utilisateurs (spécialistes, décideurs, public) et pas celles des experts ou des spécialistes producteurs de connaissances.

L'Évaluation est le sujet du sixième chapitre (pp.149-169). En résumé, "l'intégrologie ne peut s'organiser sans tenir compte de

Source : MNHN

l'évaluation. Cette évaluation inclut toutes les relations humaines y compris les jugements des divers spécialistes, les opinions du public et l'importance didactique pour l'enseignement, ou stratégique pour les décideurs des connaissances accessibles." L'auteur présente d'abord la place de l'évaluation dans "les démarches qui ont trait à l'intégrologie", suivit des critères d'évaluation, à la fois écologiques et anthropocentriques et de quelques exemples d'applications de l'évaluation.

Dans le septième et dernier chapitre, Bilan (pp. 171-189), l'auteur fait le bilan de la situation actuelle et des principales difficultés opérationnelles à l'intégration des connaissances, et prévoit un avancement rapide de l'intégrologie et de l'informatique globale dans les pratiques écologiques et environnementales

L'ouvrage se termine par une liste des Références bibliographiques et par un Lexique classé par paragraphe. Il aurait été souhaitable que ce Lexique soit un Lexique-Glossaire, en raison des multiples mots-concepts indiqués. L'indication en gras des paragraphes (et non des pages comme il en est écrit page 196) où le mots-concepts sont définis, ne semble pas être tout à fait suffisante d'un point de vue opérationnel.

Objectivement, ce livre est un ouvrage remarquable, qui donne une bonne vision des problèmes écologiques et environnementaux. Trop riche en informations et concepts, où les idées ainsi que les néologismes pullulent. Le texte est un peu lourd, avec une profusion de "(cf. 1.2.4...)", parfois ésotérique, donnant l'impression que l'auteur se répète. Un plus grand nombre d'exemples concrets aurait été souhaitable. Le substrat informatique est un des critères de modernité de ce livre. Il contribue ainsi au progrès des sciences de l'éco-environnement, qui ont tendance à piétiner.

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA

VERNADSKY, V. I.– *The Biosphere*. Complete Annotated Edition, introduction by Jacques Grinevald, foreword by L. Margulis, M. Ceruti, S. Golubic, R. Guerrero, N. Ideka, N. Ikezawa, W. E. Krumbein, A. Lapo, A. Lazcano, D. Suzuki, C. Tickell, M. Walter, P. Westbroek, translated from the Russian by D. B. Langmuir, New-York, Copernicus, an imprint of Springer-Verlag, *inc*., 1997, 192 pp.

La publication de *The Biosphere* est un événement éditorial paradoxal : comment est-il possible que ce livre si important et qui a eu un tel retentissement – tardif mais réel depuis au moins deux décennies – n'ait été édité pour la première fois en langue anglaise qu'en 1997 ? À l'époque où le minéralogiste russe Vladimir VERNADSKY publie "Biosfera" (1926) – la version originale en langue russe de *The Biosphere* – le mot "écosystème" n'avait pas encore été inventé[1] et l'objet scientifique lui-même pas encore constitué[2]. Les deux approches – biosphérale et écosystémique – ont fusionné après la seconde guerre mondiale pour aboutir aux travaux actuels de modélisation à l'échelle globale. L'amorce de ce rapprochement est due au grand écologue George Evelyn HUTCHINSON (1903-1991) qui, à l'université de Yale, fut le dénominateur commun aux conceptions de VERNADSKY, à l'écologie systémique et à l'écologie du changement global.[3] Dans ce contexte, et compte-tenu du fait que *Biosfera* avait été traduit en français trois ans après la publication originale, le manque éditorial de plus de soixante années qui vient enfin d'être comblé dans le monde anglo-saxon demeure une énigme pour l'historien des sciences environnementales.

Le mot "biosphère" a été inventé en 1875 par le géologue autrichien Eduard SUESS (1831-1914). Il est apparu pour la première fois dans un petit ouvrage sur l'origine des Alpes dans lequel la "lithosphère" (la couche externe du globe constituée par la croûte terrestre et le manteau supérieur) était bien distinguée de la mince pellicule sphérique de la planète où existent les êtres vivants.[4] Huit ans plus tard, Suess précisait que la Biosphère "(...) n'embrasse que la vie sur notre planète, avec les conditions de température, de constitution chimique, etc., qu'elle suppose, et à l'exclusion de toutes spéculations sur les processus vitaux dont d'autres corps célestes peuvent être le siège. De ces conditions, il résulte que la biosphère est un phénomène limité non seulement dans l'espace mais aussi dans le temps"[5].

Malgré l'intérêt présenté par cette conception, c'est au minéralogiste russe Vladimir Ivanovitch VERNADSKY (1863-1945) que l'on doit les premiers travaux scientifiques importants en matière de biosphère : l'action des radiations solaires sur les processus terrestres nous fournit des bases précises qui nous autorisent à considérer la biosphère comme un mécanisme à la fois terrestre et cosmique".[6] L'idée centrale de VERNADSKY est que la vie sur la Terre est un phénomène géologique[7] : "La biosphère peut être considé-

---

[1] Il date de 1935 ; *cf.* TANSLEY, A. G., The use and abuse of vegetational concepts and terms, *Ecology,* vol. 16, N° 3,1935, pp. 284-307.

[2] Il le sera au cours des années 1940 ; cf. ACOT, P., *Histoire de l'Écologie*, Paris, PUF, 1988, 1994 ; DROUIN, J.-M., *L'écologie et son histoire*, préface de Michel Serres, Paris, Flammarion, 1993 [1re éd. : DESCLÉE de BROUWER, 1991] ; DELÉAGE, J.-P., *Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature*, Paris, La Découverte, 1991.

[3] À noter l'existence d'une importante école soviétique en matière d'écologie "globale" ; *cf.* l'importante bibliographie contenue dans l'ouvrage de Mikhaïl Boudyko, *Écologie Globale*, Moscou, Éditions du Progrès, 1980.

[4] SUESS, E., *Die Enstehung der Alpen*, Wien, W. BRAUNMÜLLER, 1875, p. 159.

[5] SUESS, E., *La Face de la Terre*, Paris, Librairie Armand Colin, 1897-1918, 3 t., 4 vols. (1re édition autrichienne : *Das Antlitz der Erde, Wien, 1883-1909, 3 t., 4 vols.*) ; texte cité par Jean-Marc DROUIN, *in : L'écologie et son Histoire*, Préface de Michel Serres, Paris, Flammarion, 1993, p. 84.

[6] VERNADSKY, V. I., *The Biosphere*, p. 13 ["The action of solar radiation on earth-processes provides a precise basis for viewing the biosphere as both a terrestrial and a cosmic mechanism"].

[7] *Cf.*, GRINEVALD, J., On a Holistic Concept for Deep and Global Ecology : The Biosphere, *Fundamenta Scientiae*, vol. 8, n° 2, 1987, pp. 197-226 ; POLUNIN, N. & GRINEVALD, J., VERNADSKY and Biospheral Ecology, *Environmental Conservation*, Vol. 15, n° 2, 1988, pp. 117-122 ; GHILAROV, ALEXEJ M., Vernadsky's Biosphere Concept : An Historical Perspective, *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 70, n° 2, 1995, pp. 193-203.

Source : MNHN

rée comme un lieu où les radiations cosmiques sont transformées en énergie active sous forme électrique, chimique, mécanique, thermique et autres"[8].

Ces thèses passèrent relativement inaperçues à l'époque ; mais aujourd'hui, l'histoire récente des sciences environnementales – avec l'essor des travaux portant sur les changements globaux et le succès médiatique de l'hypothèse *Gaia*, notamment – donnent une actualité certaine aux thèmes vernadskiens : outre la première version anglaise non-abrégée dont il est ici question, une récente réédition de l'introuvable édition française de 1929, préfacée par l'historien de l'écologie Jean-Paul DELÉAGE, en témoigne[9].

VERNADSKY a fait ses études à l'université de Saint-Petersbourg, où enseignaient des savants prestigieux, comme le chimiste Dmitri Ivanovitch MENDELEEV (1834-1907). Il devient professeur à l'université de Moscou dont il démissionne en 1910 pour raisons politiques. Après être entré à l'Académie des sciences de Saint-Pétersbourg, il séjourne en France entre 1922 et 1925, et fréquente notamment le laboratoire de Marie Curie (1867-1934). En 1924, alors "Professeur agréé à l'Université de Paris", il publie en langue française un ouvrage intitulé *"La Géochimie"*. Il y reprenait une série de conférences prononcées à la Sorbonne en 1922-1923. Pierre Teilhard de CHARDIN (1881-1955) et le mathématicien et philosophe Edouard Le ROY (1870-1954), notamment, assistèrent à ces conférences. Les trois hommes, auxquels il faut adjoindre Henri BERGSON (1859-1941) s'influencèrent peut-être mutuellement : le concept teilhardien de "noosphère" (la "sphère de l'esprit humain") est dérivé de celui de "biosphère" ; VERNADSKY l'adoptera en 1945. Le concept d'*Homo faber* se trouve dans *L'Évolution Créatrice* de BERGSON, six ans avant la publication de *La Géochimie* – où VERNADSKY utilise le mot "biosphère" pour la première fois. La géochimie, "science nouvelle du XX^{e} siècle"[10], étudie l'histoire des éléments chimiques du globe terrestre, donc les grands cycles géochimiques – en premier lieu celui du carbone – et considère "l'activité géochimique de l'humanité".

"Biosfera" est l'ouvrage le plus connu de VERNADSKY. Il est publié en Russie en 1926, en France en 1929 et en Allemagne en 1930. Le concept de biosphère y est défini dans une perspective biogéochimique et thermodynamique : VERNADSKY examine la portée biosphérale du principe de CARNOT[11], dont l'une des implications est que la dégradation de l'énergie et sa dissipation conduisent à une situation où la chaleur est universellement répartie donc inutilisable pour produire un travail (situation "d'entropie maximum"). Cependant, ce mouvement irréversible qui entraîne la mort thermique de l'univers est comme retardé par la croissance des végétaux verts ou celle des bactéries autotrophes dont l'activité métabolique paraît produire de "l'entropie négative" : "La Terre demeure dans les mêmes conditions thermodynamiques pendant des millions d'années."[12].

Dans cette branche nouvelle de l'écologie, la question des flux de matière et d'énergie est centrale. L'atmosphère, les eaux courantes et les océans y sont particulièrement étudiés en ce qu'ils jouent un rôle essentiel dans la solidarisation planétaire des systèmes locaux et par-là même dans la structuration de la biosphère. La modernité de *The Biosphere* étonnera vraisemblablement plus d'un lecteur : ainsi, ce qui y est dit de l'écran d'ozone (déjà évalué à quelques millimètres d'épaisseur)[13] et du cycle du phosphore – qui fut ultérieurement étudié par HUTCHINSON – pourrait quasiment avoir été écrit de nos jours.

Après un avant-propos de cinq pages seulement (mais curieusement cosigné par treize auteurs !), l'ouvrage est introduit et présenté par Jacques GRINEVALD (Université de Genève), dont les travaux sur la genèse du concept de biosphère ainsi que sur VERNADSKY lui-même font autorité au plan mondial. On apprécie qu'il ait tenu à publier les préfaces de VERNADSKY à la version française et à la première édition russe. *The Biosphere* est également un véritable instrument de travail : outre une introduction éclairante à la pensée du grand scientifique russe et un appareil de notes particulièrement riche, Grinevald nous propose en appendice une biographie chronologique de l'auteur, une bibliographie de ses textes en langue anglaise, une bibliographie générale de vingt-trois pages et un index très complet comprenant de nombreuses sous-entrées à l'intérieur des entrées principales. Ce livre des plus utiles est une incontestable réussite.

Pascal ACOT

---

[8] VERNADSKY, V. I., *The Biosphere*, p. 47 [" The biosphere may be regarded as a region of transformers that convert cosmic radiations into active energy in electrical, chemical, mechanical, thermal and other forms"].

[9] VERNADSKY, W., *La Biosphere*, préface de Jean-Paul DELÉAGE, Paris, Diderot Multimedia, coll. Latitudes, 1997, 283 p.

[10] VERNADSKY, V. I., *La Géochimie*, Paris, Librairie Félix Alcan, 1924.

[11] Le jeune physicien français Sadi CARNOT (1796-1832) l'énonça pour la première fois dans un petit ouvrage intitulé : *Réflexions sur la Puissance Motrice du Feu et sur les Machines propres à Développer cette Puissance*, Paris, chez Bachelier, libraire, 1824 [ouvrage réédité en facsimilé aux Editions Jacques Gabay, Sceaux, 1990] ; cf. GRINEVALD, J., De Carnot à Gaïa : Histoire de l'Effet de Serre, *La Recherche*, Vol. 23, N° 243, 1992, pp. 532-538.

[12] VERNADSKY, V. I., *The Biosphere*, p. 91 ["The Earth remains in the same thermodynamic conditions for millions of years"].

[13] *Cf. The Biosphere, op. cit.*, p. 120-122.

HAUER F. Richard & LAMBERTI Gary A.– *Methods in Stream Ecology*. Academic Press Inc. London 674 p. ISBN 0-12-332905-1, 1996.

Methods in stream ecology présente un ensemble de méthodes d'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes d'eau courante, méthodes choisies parmi les plus contemporaines et les plus éprouvées de la recherche hydrobiologique et susceptibles d'être appliquées dans le cadre d'une formation de type universitaire.

Les principaux aspects de l'écologie des rivières sont présentés par des spécialistes, pour la plupart enseignants dans des universités américaines, au travers de 5 sections réunissant 31 chapitres dont la diversité et la complémentarité soulignent l'approche pluridisciplinaire voulue par les éditeurs.

Source : MNHN

Cinq chapitres regroupent l'étude de la géomorphologie des bassins, des paramètres morphodynamiques des rivières, des régimes hydrologiques et des caractéristiques de l'écoulement superficiel et hyporhéique, des conditions de température de luminosité et d'02 dissous.

Le devenir - rétention et transport - du matériel particulaire (minéral et organique) et des substances dissoutes (en particulier des nutriments) font l'objet des cinq chapitres suivants. Sept importants chapitres sont consacrés à l'étude des communautés : abondance, biomasse et activité des organismes hétérotrophes, structure des populations, distribution et propriétés pigmentaires des algues benthiques, microfaune, macroinvertébrés benthiques et populations piscicoles. Des clés d'identification simplifiées des formes les plus communes d'algues et d'invertébrés d'Amérique sont proposées.

Les interactions entre communautés font l'objet de sept chapitres portant sur les relations plantes - herbivores, sur le régime nutritif des macroinvertébrés et des poissons, sur le partage de l'espace et des ressources nutritives chez les poissons, sur les relations prédateurs-proies et les réseaux trophiques.

Enfin, un ensemble plus hétérogène de sept chapitres est essentiellement consacré au fonctionnement de l'écosystème, au travers des mesures de production primaire et de respiration, de dégradation des apports foliaires et des bilans de matières organiques, des échanges entre l'eau libre et l'eau des sédiments, de la production des macroinvertébrés et de la réponse des communautés aux perturbations anthropiques (enrichissements en nutriments et organismes indicateurs de la qualité des eaux).

Chaque chapitre est présenté sur un même plan rigoureux comprenant 1) une courte introduction qui situe à partir d'une bibliographie ciblée la problématique dans le contexte scientifique, 2) une présentation synthétique des objectifs recherchés, 3) une description détaillée des expériences et des exercices pratiques relatifs au thème, susceptibles d'être réalisés sur le terrain et au laboratoire. Cette description inclut à la fois les protocoles expérimentaux, le planning des expériences et la liste détaillée du matériel nécessaire à leur réalisation. Chaque exercice est complété par un jeu de questions qui permet d'élargir le thème, oblige à approfondir la démarche et conduit à développer une attitude critique autant vis-à-vis de la méthodologie utilisée que dans l'interprétation des résultats.

Plus qu'un simple ouvrage méthodologique, *Methods in stream Ecology* réunit sous une forme claire, concise et très pédagogique, les bases essentielles, à la fois conceptuelles (de facon synthétique) et techniques (de façon détaillée), pour aborder l'étude des écosystèmes d'eau courante. Incontestablement, cet ouvrage devrait constituer un guide méthodologique très apprécié par les chercheurs et une référence pour les étudiants et les enseignants en hydrobiologie.

Pierre LAVANDIER

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication
Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ? OUI ☐ NON ☐

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the title clearly reflect the content ? OUI ☐ NON ☐

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ☐ NON ☐

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ? OUI ☐ NON ☐

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ? OUI ☐ NON ☐

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ☐
moyen/*medium* ☐
élevé/*high* ☐

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ? OUI ☐ NON ☐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable ? OUI ☐ NON ☐

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concise enough ? OUI ☐ NON ☐

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ? OUI ☐ NON ☐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ? OUI ☐ NON ☐

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ☐ NON ☐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ? OUI ☐ NON ☐

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ? OUI ☐ NON ☐

Conclusions

● Article non publiable
The paper cannot be pubished ☐

● Publiable après révision majeure
The paper may be published after major revision ☐

● Publiable après révision mineure
The paper can be published after minor revision ☐

● Publiable en l'état
The paper can be published as it is ☐

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.,* 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1997 à Écologie Vol. 28 (1) au Vol. 28 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10% (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10% (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris Cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE - Patrick SILAN
UMR-CNRS, Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 quai de la Daurade, 34200 Sète

Téléphone : 33 (0) 4 67 46 33 94 ou 33 (0) 6 07 84 34 85

Télécopie : 33 (0)4 67 46 33 99
Courrier électronique : silan@univ.montp2.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 29 - N° 3 —

Septembre 1998

SOMMAIRE

Barbaro, L. & Cozic, Ph.– Organisation agro-écologique des pelouses et landes calcicoles du parc naturel régional du Vercors (Rhône-Alpes, France) **443**

Orgeas, J., Ballini, C. & Poinsot-Balaguer, N.– Dynamique de la décomposition de la litière de chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans des îlots de végétation au sein d'un agrosystème viticole **459**

Khalil, K. & Asta, J.– Les lichens, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région lyonnaise **467**

Gégout, J.-C. & Pierrat, J.-C.– L'autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique **473**

Arnold, C. & Gobat, J.-M.– Modifications texturales des sols alluviaux de la Sarine (Suisse) par les bryophytes **483**

Résumés de thèses **493**

Analyses d'ouvrages **503**

CONTENTS

Barbaro, L. & Cozic, Ph.– Agro-ecological organization of calcareous grasslands and shrublands in the French Southern Prealps (Vercors Regional Natural Park, France). . . **443**

Orgeas, J., Ballini, C. & Poinsot-Balaguer, N.– Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) litter decomposition in isolated habitats, in grape-growing ecosystems **459**

Khalil, K. & Asta, J.– Lichens, bioindicators of atmospheric pollution in the Lyon area (France) **467**

Gégout, J.-C. & Pierrat, J.-C.– Plant species autecology: a non parametric regression approach **473**

Arnold, C. & Gobat, J.-M.– Influence of Bryophytes on the particle-size distribution of fluviosols (Sarine river - Switzerland) **483**

Thesis reviews **493**

Books reviews **503**

***ÉCOLOGIE* est indexée dans les bases de données BIOSIS, Pascal et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN